Sonderabdruck aus dem „Archiv für Hydrobiologie". Band XII, 1918/19.

Studien über den Polymorphismus der Rotatorien

mit besonderer Berücksichtigung von Anuraea aculeata

von

OTTO HARTMANN (Graz).

Mit 89 Figuren und 7 Kurventabellen.

Einleitung.

Die Aufgabe vorliegender Untersuchungen ist es, einmal durch Beibringung größeren Beobachtungsmaterials die Zyklomorphose der Rotatorien in ihren vielseitigen Bedingungen einer Analyse zugänglich zu machen, wobei hinsichtlich der bekannten Schlußfolgerungen KRÄTZSCHMARS an *Anuraea aculeata* naturgemäß diesem Objekt besondere Beachtung geschenkt werden muß. Im Zusammenhang damit sollen theoretische Erörterungen über das Wesen und die Gesamterscheinung des Zusammenhanges von Variations- und Generationszyklus durchgeführt werden. Eine zweite Aufgabe bezieht sich mehr auf den Polymorphismus als individuelle Variation und hier soll der gestaltende Einfluß des Mediums bei der Lokomotion, insoferne er auf rein physikalisch-mechanische Prinzipien zurückgeführt werden kann, erörtert werden. Im Anschluß daran soll dann der Bewegungsmechanismus der Rotatorien und zwar am Beispiele von *Anuraea aculeata* analysiert werden, wobei der Grundgedanke der ist, daß jede Besonderheit der Panzergestalt und daher auch jede Variation in dieser Richtung von Einfluß auf den Bewegungsmechanismus ist, und daß umgekehrt dann dieser wiederum zu gewissen Zeiten, wenn die Panzerfortsätze noch weich sind, auf deren Gestalt zurückwirkt. Alles ist hier Bedingung und Bedingtes zugleich und auf diesem Wege läßt sich vielleicht auch für andere Rotatorien in ähnlicher Weise durch kausale Analyse ein Verständnis der Formen gewinnen, wie wir es hier für *Anuraea aculeata* und *valga* versuchten.

Da wir bezüglich des variationsstatistischen und experimentellen Verhaltens von *Anuraea aculeata* die Krätzschmar'schen Befunde und Aufstellungen notwendig brauchen werden, so soll hier kurz das Wesentlichste aufgeführt werden. Der Autor unterscheidet variationsstatistisch und experimentell die von ihm beobachtete große, variable, durch äußere Faktoren unbeeinflußbare Form als *variabilis*, diese besitzt dünnschalige Dauereier mit feinen Runzeln und Riefen, die andere von Dieffenbach untersuchte ist klein, wenig variabel, durch Nahrung in ihrer Gestalt beeinflußbar und besitzt fein bestachelte Dauereier (*aculeata* s. str.).

Da wir diese Verhältnisse noch brauchen werden, führe ich die Unterschiede beider nach Krätzschmar an. Bezüglich der weiteren Einzelheiten muß ich auf seine interessanten Arbeiten verweisen.

	Seeanuraea von Krätzschmar:	Teichanuraea von Dieffenbach:
Körperlänge	100—170 μ,	88—94 μ
Körperbreite	75—123 μ,	57—60 μ
Hinterdornlänge	24—182 μ,	25—43 μ
Mediandornlänge	29— 71 μ,	18—22 μ.

Bezüglich der Maßtabellen und Kurvenserie der Abbildungen ist folgendes zu bemerken. Es wurden nur reife Weibchen gemessen und zwar gelangten Zeichnungen mittels Apparat angefertigt zur Ausmessung, und es sind diese Zahlen, da es sich nur um Vergleichswerte handelt, direkt eingetragen worden. Die speziellere Maßmethodik sowie die Vergrößerungen, bei denen gezeichnet wurde, werden am geeigneten Orte aufgeführt werden. Bezüglich *Anuraea aculeata* möchte ich außerdem noch bemerken, daß die Variation in ein und demselben Fang sehr unbedeutend ist, so daß die Mittelwerte, die in den Tabellen und Zeichnungen ausschließlich zu finden sind, zugleich auch den Typus repräsentieren, von dem nur sehr geringe Abweichungen stattfinden, das zu bemerken halte ich bezüglich der Wertung der Maßangaben und Zeichnungen für sehr wesentlich.

A. Polyarthra platyptera (Fig. 1—8).

Über eine Temporalvariation dieser Art liegen Angaben von Wesenberg-Lund vor. Im Sommer tritt nämlich eine durch be-

deutendere Größe, breitere Form und mehr rechteckige Gestalt charakterisierte „Sommerform“ auf, die als var. *euryptera* Wierz. bekannt ist. Auch Huber findet als Sommerform die var. *euryptera*. Meine Untersuchungen führten nicht zu diesem Resultat, denn man findet in den von mir untersuchten Teichen, daß Übergänge beider Formen nicht stattfinden. Später wird darüber ausführlicher zu berichten sein. Es ist nun interessant, daß bei *Polyarthra platyptera* von mehreren Autoren wie von Levander und Huber, eine Verbreiterung der Flossen konstatiert werden konnte. Was nun das Verhältnis der Länge der Flossen zu ihrer Breite anbetrifft, so konnte Burckhardt konstatieren, daß sie im Verhältnis zum Körper desto länger sind, je geringere Breite sie besitzen. Eine der Verbreiterung im Sommer analoge Längenzunahme konnte allerdings Huber nicht beobachten. Meine Untersuchungsresultate diesbezüglich sind nun die folgenden.

Die typische Form *platyptera* ist in fast allen Teilen perennierend. Außer dieser Form, bei der ein Variationszyklus gut zu beobachten ist, treten nun aber in manchen Teichen zu Ende des Frühjahrs bis zum Herbst mit einem Maximum meist im Sommer noch die var. *euryptera* und manchmal die var. *minor* auf. Letztere charakterisiert sich durch schmale Ruder, die geringere Größe und die etwas abweichende Gestalt. Die var. *euryptera* hingegen ist weitaus größer als die typische *platyptera*, mehr rechteckig und besizt sehr breite, blattförmige Flossen. *Euryptera* findet sich von Mai bis November. Diese zwei Varietäten können zu gewissen Zeiten in manchen Gewässern sehr stark dominieren, solche Gewässer sind daher für eine Feststellung der Temporalvariation von *platyptera typ.* nicht gut geeignet, da dieselbe dann oft nur spärlich zu finden ist.

Man könnte mir nun einwerfen, daß vielleicht gerade in solchen Gewässern dann eben die Varietäten aus der Hauptform hervorgegangen seien. Das ist nun aber nicht möglich, denn immer ist leicht eine Unterscheidung der einzelnen Formen zu treffen und Übergänge könnten nicht beobachtet werden. Damit will und kann ich natürlich nicht a priori behaupten, daß nicht in anderen Gewässern trotzdem wirkliche Übergänge existieren. Bezüglich der var. *minor* möchte ich das auch gar nicht in Abrede stellen. Für die var. *euryptera* bin ich wenigstens in meinem Untersuchungsgebiet sicher, daß sie nicht von *platyptera* abstammt.

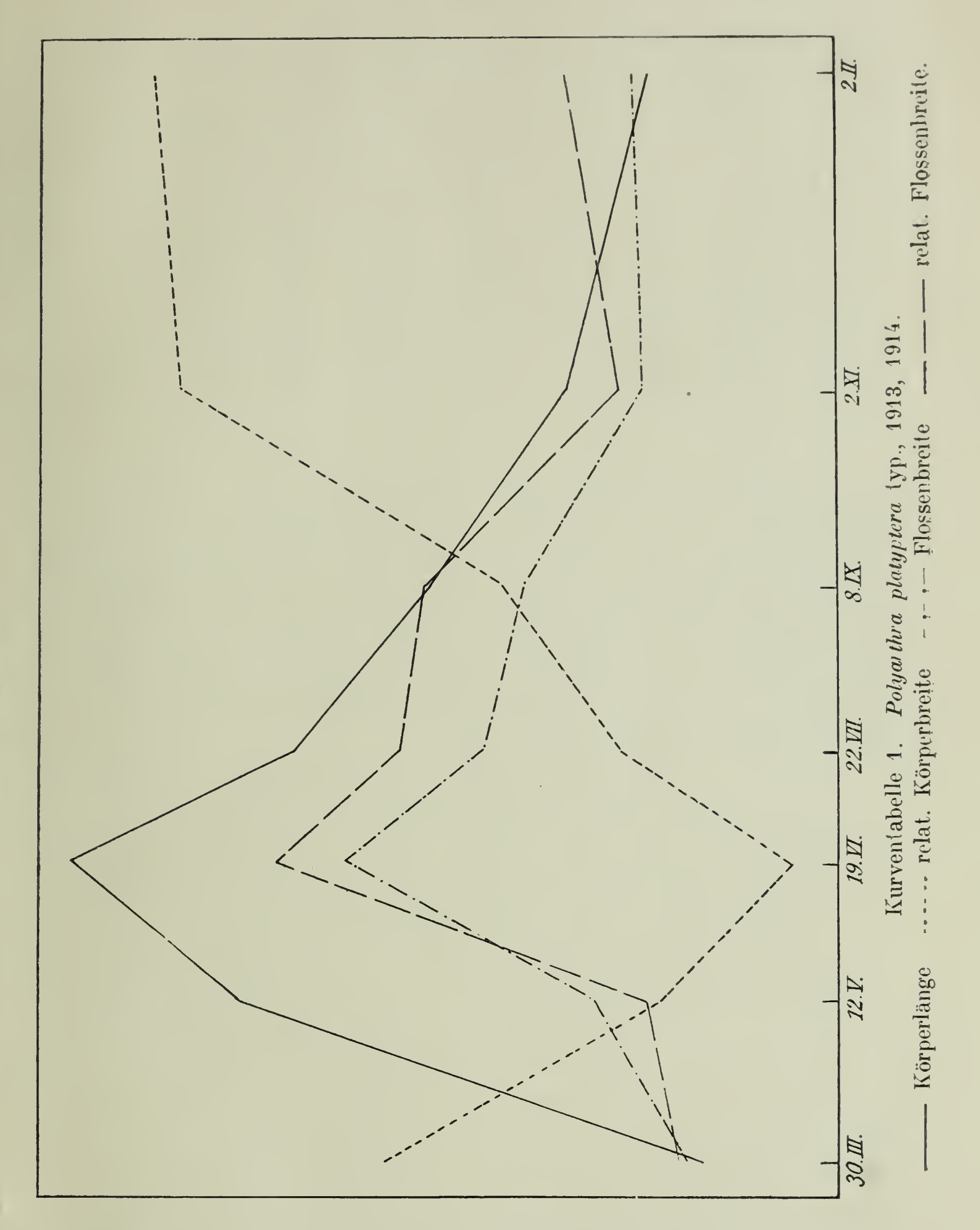
Besonders eingehend habe ich diesbezüglich den großen Teichhüttenteich I untersucht, in dem das ganze Jahr hindurch die typische *platyptera* reichlich zu finden ist, wo also ihr Variationsgang allein reinlich festgestellt werden kann. Nachstehende Tabelle, die Kurven und die Abbildungen sollen die Variationen veranschaulichen. Die Zeichnungen, an denen die Gesamtkörpermaße festgestellt wurden, wurden bei 305facher Vergrößerung gezeichnet, die Flossen bei 570facher. Die Abbildungen wurden auf $^1/_2$ verkleinert.

Variation von *Polyarthra platyptera.*

(Siehe Abbildung Seite 213.)

Fangdatum	Körperlänge	Körperbreite	Relative Körperbreite	Flossenbreite	Relative Flossenbreite	Frequenz
30. III. 13	35	26	728	5.7	15.9	zahlreich
12. V. 13	52	33	628	9.0	17.1	zahlreich
19. VI. 13	58	34	578	18.0	30.6	verstreut
22. VII. 13	50	32	640	13.0	26.0	zahlreich
8. IX. 13	45	31	682	11.5	25.3	zieml. häuf.
2. XI. 13	40	32	800	7.3	18.2	zieml. häuf.
2. II. 14	37	30	810	7.6	20.5	vereinzelt

Zumeist finden wir, daß die Körperlänge ein Maximum im Juni aufweist. Und zwar finden wir die Zeit der hauptsächlichsten Variation im Mai bis in den Juni in Übereinstimmung mit den Befunden WESENBERG-LUNDS. Dieser Autor hält es bekanntlich für eine starke Stütze seiner Theorie der Zyklomorphose, daß die Zeit der größten Temperaturänderung (vergl. diesbezüglich die auf der Kurventabelle 4 S. 240 eingetragene Temperaturkurve!) mit der Zeit der größten Form- und Größenänderung zusammenfällt. Die absolute Körperbreite erweist sich im März ebenfalls besonders gering, nimmt dann stark zu, um dann mit einigen Schwankungen ziemlich konstant zu bleiben. Erst im Winter fällt sie dann stark ab. Diese besonders geringe Breite im März ist allerdings offenbar auf besonders ungünstige Lebensbedingungen zurückzuführen. Ein viel klareres Bild ergeben diese Verhältnisse, wenn wir uns die relative Breite bezogen auf eine Körperlänge = 1000 ausrechnen. Zugleich hat man dann in diesen Zahlen einen exakten Ausdruck für die dimensionalen Verhältnisse, die die Gestalt bedingen. Da



Kurventabelle 1. *Polyarthra platyptera* typ., 1913, 1914.
—— Körperlänge ...... relat. Körperbreite -·-·- Flossenbreite — — — relat. Flossenbreite.

findet man nun, daß die relative Breite annähernd der Temperatur umgekehrt proportional variiert, was hauptsächlich durch die bedeutende Längenzunahme im Sommer zu erklären ist. Damit sollen diese Verhältnisse aber noch nicht auf direkte Temperatureinflüsse zurückgeführt sein. Die äußere Gestalt von *Polyarthra platyptera* ist also im Sommer

mehr gestreckt und rechteckig, im Winter mehr quadratisch und gedrungen.

Fig. 1—7. Temporalvariation der Flossen von *Polyarthra platyptera* typ.



Das Interessanteste an der Variation sind aber offenbar die Verhältnisse der Ruderflossen. Diese Variationen sind meines Wissens bisher noch nicht mit genügender Vollständigkeit und besonders nicht durch Figuren erläutert worden. Wie ein Blick auf Tabellen und Abbildungen lehrt, ist die absolute Breite der Flossen am geringsten im März, am größten in Übereinstimmung mit der Körperlänge im Juni.

Fig. 8. Flosse von *Pol. plat. var. euryptera* zum Vergleich mit der Flosse der *typica* vom 2. XI.



Ein ganz ähnliches Verhalten zeigt die relative Breite der Flossen berechnet für eine Körperlänge = 100. Man erkennt so besonders deutlich, um wie viel größer die Flächen der Ruderflossen im Sommer als im Winter sind. Unwillkürlich fühlt man sich veranlaßt, diesem Verhalten eine finale Deutung im Sinne der Wesenberg-Lund-Ostwald'schen Theorie zu geben, wobei hier noch dazu kommt, daß diese Organe tatsächlich als Lokomotions- und Steuerflächen verwendet werden. Woltereck macht insbesondere auf die Bedeutung der beweglichen Fortsätze der Rotatorien als Steuer- und Stabilisierungsorgane aufmerksam. Er findet, daß nur die unbeweglichen Steuerfortsätze temporale Variation zeigen, was als Anpassungserscheinung an die veränderten Steuer- und Schwimmbedingungen bei verschiedener Temperatur gut verständlich wäre. Wenn er jedoch glaubt, erkennen zu können, daß die beweglichen Steuerorgane, dadurch, daß sie eben gemäß den veränderten physikalischen Verhältnissen eine verschiedene Lage und Stellung einnehmen können, keiner Temporalvariation unterworfen

seien, so muß ich ihm nun auf Grund meiner Befunde widersprechen. Da es jedoch sicher ist, daß durch veränderte Stellung der Flossen (sie dienen wohl in erster Linie der Steuerung. Obwohl man gelegentlich Springen beobachten kann, ist doch die Hauptlokomotion durch den Räderapparat bedingt) eine Anpassung an die Schwimmverhältnisse in Wasser verschiedenster physikalischer Beschaffenheit gut erreicht werden kann, eine Temporalvariation der Organe also keineswegs als notwendige Anpassung aufgefaßt werden kann, so haben wir wohl im Breiterwerden der Flossen im Sommer eine reine Hypertrophie als Reaktionsresultat auf bestimmte Lebensbedingungen (Temperatur und Ernährung) vor uns.

Damit im Zusammenhang zeigen die Flossen noch in anderer Hinsicht temporale Variation. Im März sind sie kräftig, deutlich erkennbar und mit feinen und zahlreichen Rippen versehen. Die Randkerben sind zahlreich, regelmäßig angeordnet und seicht. Im Mai sind die Flossen dagegen infolge ihrer Verbreiterung schon äußerst zart, viel weniger gerippt und daher nur schwer erkennbar.[1]) Im Juni und Juli sind die Verhältnisse ebenso. Im Februar nächsten Jahres sind die Flossen dann wieder ganz ähnlich beschaffen wie zu Ausgang im März.

Eine Variation der Flossenlänge konnte nicht beobachtet werden. Es fragt sich nun, wie sich die Beziehungen der breitflossigen Sommertemporalvarietät von *platyptera* zur var. *euryptera* gestalten. Wenn wir von der stets noch bedeutenderen Größe dieser Var. absehen, so ist stets in den noch viel breiteren und etwas anders gestalteten Flossen ein Unterscheidungsmerkmal gegeben. Denn wie sich aus einem Vergleich einer Flosse von *euryptera* (November, die Flossen scheinen bei *euryptera* keine erkennbare Temporalvariation zu zeigen) mit einer Flosse eines Juniexemplars von *typica* ergibt, ist Gestalt, Zähnelung und Breite eine durchaus verschiedene (Fig. 8). Die Var. *euryptera* tritt schon im Mai mit diesen breiten Flossen auf und besitzt auch noch im November, also bei ihrem Zyklusende, dieselben breiten Flossen, während die *typica* zu dieser Zeit nur mehr die schmalen Ruder, wie sie für die Kaltwasserformen charakteristisch sind, besitzt. Bedenken wir nun noch, daß beide Formen im Sommer nebeneinander bestehen,

[1]) Die Untersuchung erfolgte in Alkohol 95 %, in Wasser sind sie am lebenden Tier immer deutlich erkennbar.

ohne daß also von einem Aufgehen der einen in der anderen die Rede sein kann, daß außerdem niemals Übergänge zu beobachten sind, so muß man zum Schlusse kommen, daß in dem von mir genauer untersuchten Teich, und vielleicht überall, beide Formen streng von einander zu scheiden sind, und daß von einer Umwandlung der einen in die andere keine Rede sein kann. Das hat auch DIEFFENBACH betont, indem er darauf hinweist, daß *euryptera* keine Var. von *platyptera* ist. In solchen Fällen, wo man in einem Gewässer keine typische *euryptera* antrifft, und die *platyptera* eine starke Temporalvariation der Flossen zeigt, kann es dann allerdings vorkommen, daß man die breitflossigeren Sommerformen von *platyptera* als *euryptera* zu bezeichnen versucht ist. Ein Vergleich jedoch mit einer charakteristischen *euryptera*, wie solche mir immer vorlagen, muß immer beide Formen als streng zu scheidende lehren. Übrigens scheint auch *euryptera* eine Temporalvariation allerdings nur ihrer Körpergröße zu erfahren, indem sie im Sommer größer als im Frühjahr und Herbst ist.

Welche Verhältnisse sind nun für die Variation von *euryptera* verantwortlich zu machen? Was zunächst die Flossen anbetrifft, so wird man wohl an Ernährungs-, aber auch Temperatureinflüsse denken dürfen. Bezüglich der Größenvariation der Körperlänge kommen wohl vorzüglich Ernährungsverhältnisse in Betracht. LANGHANS stellt bei *Asplanchna* fest, daß die Größenvariation bedingt ist durch das quantitative Maximum der Frequenz, also nicht durch die physikalische Beschaffenheit des Wassers, sondern durch die Ernährung. Das stimmt nun offenbar in unserem Falle nicht, denn wir finden ein Größenminimum im März zugleich mit einem Frequenzmaximum, hingegen im Juni eine weit geringere Häufigkeit bei maximaler Körperlänge. Der weitere Verlauf der Variation im Sommer und Herbst spricht ebensowenig für obige Parallele. Sicher ist aber jedenfalls, daß in manchen Fällen Größen- und Frequenzmaximum zusammenfallen werden, da ja reichliche Ernährung beide in gleich günstigem Maße beeinflussen muß. Unser Fall, und ähnliches konnte ich bei Rotatorien und Cladoceren sehr oft beobachten, zeigt nur, daß die Temporalvariation ein viel zu kompliziertes Problem ist, um mit einer so relativ einfachen Parallele abgetan werden zu können;

man wird sich bei der Erklärung der Frequenz- und Variationsverhältnisse durch Ernährungsbedingungen ebensosehr vor Einseitigkeiten hüten müssen, wie bei der Erklärung durch Temperaturverhältnisse.

Eine gewisse Beziehung zwischen Variation und Frequenz konnte übrigens auch Huber bei *Polyarthra platyptera* feststellen. Er findet in den Monaten schwacher Entwicklung geringe Größenschwankungen, ebenso fehlen die Monstrenindividuen, umgekehrt ist das Verhalten während des Maximums. Diese Erscheinung ist leicht verständlich, daß optimale Lebensbedingungen einmal ein Anwachsen der Frequenz, dann aber auch eine gewisse luxuriierende Variation hervorrufen werden, nur muß bemerkt werden, daß eben auch die Temperatur eine optimale sein muß, denn auch sie gehört neben der Ernährung zu den wichtigsten äußeren Lebensbedingungen. Außerdem fand Huber im Gegensatz zu meinen Beobachtungen, daß die Individuen während des Sommermaximums kleiner sind als während des Wintermaximums. Das zeigt aufs neue, daß die Maxima an und für sich nicht durchgreifend für die Variationen bestimmend sind und in diesem Fall von Huber wäre vielleicht doch Größendegeneration infolge der Temperatur anzunehmen. Natürlich haben beide Faktoren darauf Einfluß, da sie die bestimmenden Faktoren der Assimilationsintensität sind, wie ich das in meiner Arbeit über die Zyklomorphose der Cladoceren eingehender darzulegen versucht habe. —

B. Brachionus falcatus Zach. (Fig. 9—15).

Diese im allgemeinen nicht häufige Spezies findet sich in der Umgebung von Graz in einigen Teichen ziemlich zahlreich, die nahe beieinander liegend, ähnliche Lebensbedingungen darbieten. Der Teichboden ist lehmig und schlammig und reich mit Pflanzendetritus gedüngt. Obwohl mein Material, da es sich nur auf zwei Monate des Jahres 1913 bezieht, nur ziemlich unvollständig die Variation zu studieren erlaubt, so möchte ich dennoch, da diesbezüglich keine Beobachtungen von anderer Seite vorliegen und auch systematisch interessante Verhältnisse auftreten, meine Beobachtungen kurz aufführen.

Nachstehende Tabelle sowie die Zeichnungen enthalten alles Wesentliche. Die Länge der Submediandornen wurde nicht in der Dorsalansicht, sondern in der Seitenlage nach Zeichnungen ge-

messen. Behufs Reduzierung meiner Zahlen auf absolute Werte in μ sind diese durch die Vergrößerung 200fach zu dividieren. Die Länge bezieht sich auf die Panzerlänge exklusive der Dornen.

Variationen von *Brachionus falcatus* ZACH.

Fang-datum	Panzer-länge	Panzer-breite	Median-dornen	Submedian-dornen	Lateral-dornen	Hinter-dornen	Median-dornen relativ	Submedian-dornen relativ	Lateral-dornen relativ	Hinter-dornen relativ	Breite relativ	Frequenz
16.VII.13	29	30.7	3.8	33	4	30.7	12.9	11.2	13.6	104	104	zieml.häuf.
17.IX.13	26	26.5	4.0	25	3.6	24.2	15.2	95.0	13.6	91	100	vereinzelt

Fig. 9—12. *Brachionus falcatus*.
Temporalvariation in Flächen- und Seitenansicht. Steindorf-Teich I.

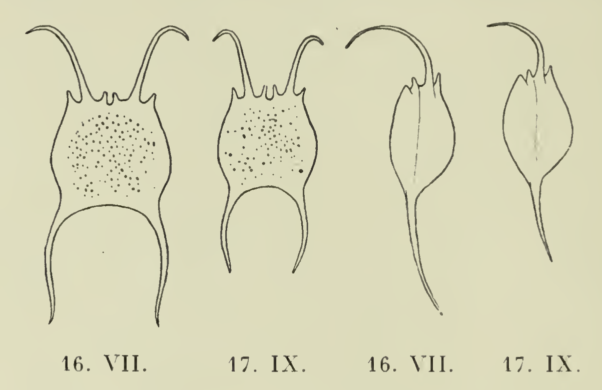
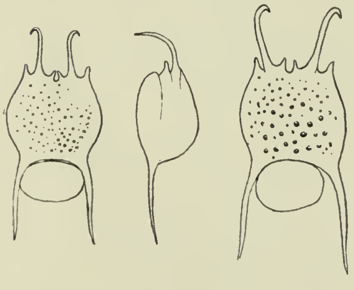


Fig. 13—15. *Brach. falcatus*.
Andere Formen zum Vergleich.
Fig. 13, 14. Steindorf-Teich II.
Fig. 15. Wundschuhteich I.



In einem der Teiche, dessen Variation beistehend dargestellt ist, ich nenne ihn Steindorf-Teich I[1]), findet man nun, daß die Tiere von Juli bis September zu kleiner werden, was offenbar, da auch ein starker Frequenzrückgang stattfindet, auf ungünstige Lebensbedingungen zurückzuführen ist. Die Submediandornen nehmen sowohl absolut als relativ an Größe ab und zeigen in der Lateralansicht deshalb bei wei-

[1]) Dieser Teil ist durch das massenhafte Vorkommen von *Holopedium gibberum* ZADD. sehr interessant. Siehe diesbezüglich meine Arbeit in Mitteilg. d. naturw. Vereins f. Steiermark, Graz 1915 und Mikrokosmos VII, 1914.

tem nicht mehr die starke Krümmung wie im Juli. Die Mediandornen nehmen dagegen sowohl relativ als absolut an Größe zu. Selbstverständlich wurden immer nur ausgereifte Weibchen gemessen. Interessant sind nun die Verhältnisse der Hinterdornen. Die Tiere vom Juli zeigen in der Mitte bauchig nach außen, am Ende nach innen gekrümmte Dornen; diese Formen sind also wohl identisch mit der von Lemmermann beschriebenen Form var. *lyratus*. In Lateralansicht sind die Hinterdornen säbelartig dorsalwärts gekrümmt. Die Tiere vom September dagegen zeigen stark verkürzte Hinterdornen, und da der auswärts gekrümmte Endteil der Sommertiere nun in Wegfall gekommen ist, sind die Hinterdornen jetzt säbelförmig nach innen gekrümmt und erinnern so etwas an die var. *hamatus* Lemmerm. (= var. β Weber). Über die Ursachen dieser Temporalvariation möchte ich keine bestimmte Ansicht aussprechen, da zur genaueren Analyse weitere Fangproben aus der Zeit vor dem Juli erforderlich wären. Es könnte sich vielleicht um eine Art Degeneration der Tiere gegen den Herbst zu handeln, da im September außerdem nur wenige Exemplare gefunden wurden. Offenbar hat die Art kurz vorher Latenzeier produziert und stirbt nun aus.

Es zeigt sich übrigens auch eine Lokalvariation. In dem mit dem vorbesprochenen Teich in unmittelbarer und naher Verbindung stehenden Steindorf-Teich II (vgl. Fig. 13, 14) finden wir zur selben Zeit (Juli) viel kleinere und kurzstachligere Exemplare, die an die Herbstform im Teich I erinnern. Die Mediandornen weichen jedoch von denen des Teich I ab, da sie konvergierend sind. Eine Gegenüberstellung der Maße der Tiere beider Teiche zur selben Zeit (Juli zeigt diese Lokalvariation gut.

Lokalvariation von *Brachionus falcatus* Zach.

Ort.	Panzer-länge	Panzer-breite	Median-dornen	Submedian-dornen	Lateral-dornen	Hinter-dornen	Median-dornen relativ	Submedian-dornen relativ	Lateral-dornen relativ	Hinter-dornen relativ	Panzer-breite relativ
Teich I	29	30.7	3.8	33	4	30.7	12.9	112	13.6	104	104
Teich II	24	25	3.0	20	3	22	12.3	82	12.3	90.2	102

Die Exemplare im Teich II sind wohl der Ausdruck ungünstiger Lebensbedingungen. Die Wassertemperatur ist zwar vollkommen gleich, jedoch ist Teich II stark von Wasser- und Sumpf-

pflanzen, insbesondere dem Wasserfarn *Marsilia quadrifolia* durchwuchert, während Teich I vollkommen freies Wasser zeigt. Wie nun aber anderweitige Erfahrungen dartun, lieben die Brachioniden freies Wasser, wenn es auch nicht tief und umfangreich ist. Auch die Frequenz spricht für die ungünstigeren Bedingungen im Teich II. Die Tiere kommen nämlich auch im Juli, also zu einer Zeit, wo sie im Teich I häufig vorkommen, nur vereinzelt vor, im September sind dann schon alle verschwunden. Auch an Gesamtplankton ist Teich II viel weniger reich.

Die in den bisher besprochenen zwei Teichen gefundenen Formen zeichnen sich alle durch eine sehr feine, punktförmige Granulierung des Dorsalpanzers aus, die weit weniger ausgeprägt ist als bei der typischen Art. In einem benachbarten, jedoch nicht mit den früher besprochenen Teichen in Verbindung stehenden großen Gewässer finden sich nun Formen, die durch besonders starke, warzenartige Höcker auf der Dorsalseite ausgezeichnet sind (Fig. 15), also nach der entgegengesetzten Seite sich abweichend verhalten.

Wir sehen also, daß *Brachionus falcatus* offenbar sehr stark durch Milieuverhältnisse in seiner Gestalt und im Aussehen beeinflußt werden kann. Wir finden, daß parallel mit der Zunahme der Panzergröße infolge günstiger Lebensbedingungen auch eine starke Vergrößerung der Submedian- und Hinterdornen Hand in Hand geht und vice versa. Man wird daher nicht fehlgehen, die Variation dieser Anhänge ebenso wie die Körpergröße als Ausdruck verschiedener Ernährungs- und überhaupt äußerer Lebensbedingungen anzusehen. Es zeigt sich also, daß auch andere Faktoren als die Temperatur Bildungen, in unserem Falle die Panzerstacheln, in ihrer Größe beeinflussen können, deren Variation man sonst, weil man sie als Schwebe- und Schwimmeinrichtungen aufzufassen gewohnt ist, in finaler Weise als Reaktionen auf den physikalischen Zustand des Wassers im Wesenberg-Ostwald'schen Sinne zu erklären pflegt.

C. Anuraea aculeata.

Zunächst ist es unsere Aufgabe, festzustellen, in welcher Beziehung die hier untersuchten Formen zu denen von Krätzschmar und Dieffenbach stehen, da das wie wir eingangs sahen von einer gewissen Bedeutung ist. Ich muß bemerken, daß sämtliche von mir gefundenen Formen (vom *Valga*-Zyklus in meinem Sinne wird

später gehandelt werden) so ziemlich die gleiche Größe und das gleiche Aussehen besitzen. Allerdings sind die Hinterdornen nicht in allen Teichen so extrem ausgebildet wie in anderen, aber man findet, daß diesbezüglich die Verhältnisse, auch wenn man die sexuell erzeugten Tiere vergleicht, in verschiedenen Jahren im selben Gewässer verschieden liegen. Man darf also alle untersuchten Formen als zusammengehörig und identisch betrachten.

Nachstehend gebe ich die Variationsbreite der von mir untersuchten *Anuraea aculeata* in μ.

Körperlänge	108—153 μ
Körperbreite	76—110 μ
Hinterdornlänge[1])	35—180 μ
Mediandornlänge	32— 52 μ.

Vergleicht man Größe und Variationsbreite dieser Formen mit den früher angegebenen Maßen von Krätzschmar und Dieffenbach, so ergibt sich unmittelbar die durchgreifende Übereinstimmung mit der See-*Anuraea* des ersteren Autors. Auch das Aussehen der Latenzeier zeigt diese Übereinstimmung; diese sind nämlich meist nicht mit Stachelchen oder größeren Rauhigkeiten besetzt, sondern zeigen nur Runzeln (siehe Fig. 16). Diese sind allerdings in manchen Fällen sehr deutlich ausgebildet, in anderen aber fehlen sie fast vollkommen und die Oberfläche des Eies zeigt ein glattes Aussehen.[2]) Damit wäre unsere Form der Unterabteilung *variabilis* Krätzschmar, die gegen äußere Einflüsse unbeeinflußbar ist, unterstellt, daß dem aber nicht so ist, hoffe ich in meinen Untersuchungen zeigen zu können.

Im folgenden stelle ich die variationsstatistisch wichtigen Formen an der Hand von Abbildungen zusammen.

Außer der verschiedenen Größe und Langstachligkeit sind noch folgende Unterschiede im Variationszyklus gegeben.

Var. divergens. Hinterdornen sehr lang, oft von ungleicher Länge, der linke meist mehr gerade gestreckt, der rechte mehr auswärts gekrümmt. Ausnahmsweise sind Heterospinie und verschiedene Krümmung sehr extrem ausgebildet (Fig. 17). Seltener ist Heterospinie gar nicht vorhanden, und es können dann beide

---

[1]) Es sind hier die *curvicornis* sowie die seltener vorkommende, ganz kurzstachlige Form von *brevispina* nicht berücksichtigt.

[2]) Neuere Untersuchungen haben ergeben, daß in einigen Teichen (Auer-T. III) typisch bestachelte Latenzeier produziert werden.

Dornen in der gewöhnlich als typisch angesehenen Weise gekrümmt sein. (Siehe KRÄTZSCHMARS Arbeit, 1908.) Die medianen Vorderdornen sind stark ventral gebogen, zeigen also in Dorsalansicht ein abgerundetes Ende. Die Leisten am Dorsalpanzer sind breit und sehr gut entwickelt, ebenso die kleinen Panzerhöckerchen. Auf der dorsalen Seite der Mediandornen finden sich deutliche höckerartige Erhebungen. Mit zunehmender Reduktion der Hinterdornen gehen auch diese Panzerstrukturen mehr weniger verloren.[1]

Var. brevispina, bedeutend kleiner als die vorausgehende Form. Hinterdornen meist gerade, in verschiedener Weise vom Körper abstehend, meist gespreizt. Heterospinie meist nicht erkennbar. Vorderdornen gerade oder nur ganz wenig ventral gebogen, daher in Dorsalansicht spitz zulaufend, vollkommen glatt. Panzerleisten sehr zart und nur undeutlich erkennbar. Punktierung des Panzers nur sehr undeutlich, manchmal fast fehlend.

Var. typica, den Übergang von *divergens* zu *brevispina* darstellend, jedoch ersterer mit Ausnahme der Hinterdornlänge näher stehend. Hinterdornen von mittlerer Länge, verschieden stark gespreizt; seltener nach innen gebogen (Fig. 19). Heterospinie meist nicht so deutlich wie bei *divergens,* es finden sich jedoch manchmal deutlich verschieden lange Hinterdornen, von denen dann der linke gerade nach hinten oder sogar nach einwärts, der rechte mehr minder stark nach auswärts gerichtet ist (Fig. 18).

Fig. 16. Dauerei ohne Stachelbildungen.
Fig. 17—19. Verschiedene Formen v. *Anur. aculeata.*

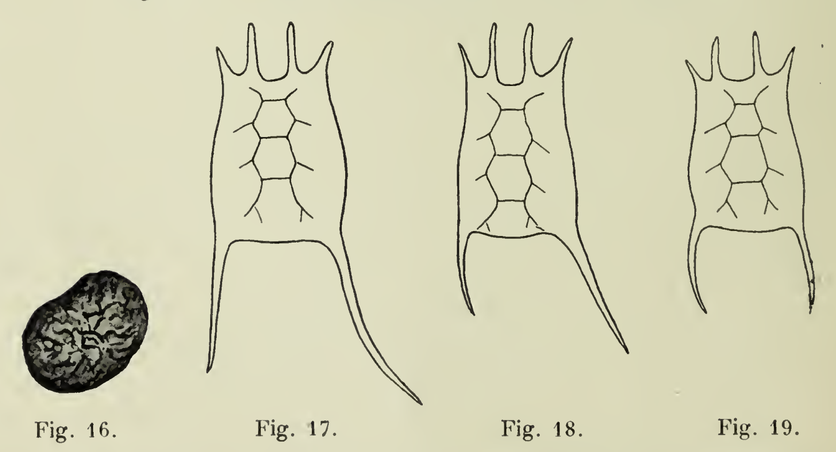


Fig. 16. Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19.

[1] SACHSE beobachtet bei *Brachionus* ein Parallelgehen der Panzerhöckerchen mit der Länge der Hinterdornen.

Die Verhältnisse der Vorderdornen und der Panzerstruktur sind denen von *divergens* ganz ähnlich, nur etwas weniger stark ausgeprägt.

Die Formen *valga* und *curvicornis* bespreche ich hier nicht, weil ich sie im Reduktionszyklus der *aculeata* nur sehr selten finden konnte. Sie stellen also im Untersuchungsgebiet jedenfalls keine allgemeingültigen Variationsstadien dar. Obige Formen, insofern sie in Additionszyklen (*valga*-Zyklus) auftreten, sollen in anderem Zusammenhange besprochen werden.

Über einige besonders auffällige Individualvariationen, die oft nicht selten in manchen Fängen zu finden sind, mögen nachstehende Figuren (Fig. 17—20) berichten. Die typischen Formen sind aus den späteren Variationsreihen zum Vergleiche ersichtlich. Bemerken möchte ich noch, daß manchmal besonders in der Gestalt, Stellung und gegenseitigen Größe der Hinterdornen abweichende Formen sich zahlreich in einem Fang finden, so daß sie fast als typische bezeichnet werden können. In solchen Fällen haben wir es offenbar mit vorübergehenden und milieubedingten Varianten zu tun. Außerdem möge bemerkt werden, daß zwischen den einzelnen Teichen oft gewisse kleine Formunterschiede der Varietäten, die im Ablauf des Zyklus entstehen, sich finden — Erscheinungen, die uns später noch genauer beschäftigen werden.

Bezüglich der nun zu besprechenden Gewässer möchte ich folgendes bemerken. Die Auer- und Teichhüttenteiche sind im allgemeinen Gewässer sehr ähnlichen Charakters, wiewohl sowohl Plankton als Ufervegetation ziemliche Verschiedenheiten zeigen. Es sind 4—6 m tiefe, mit klarem Wasser und mehr weniger starker Wasserpflanzenvegetation versehene Gewässer. Nur Auerteich III zeigt vollkommen pflanzenfreie Mitte. Sowohl Auerteiche als Teichhüttenteiche bestehen aus drei bezw. vier Teichen, die teilweise untereinander in Verbindung stehen. Und zwar fließt das Wasser vom Auerteich III über den Teich II in den Teich I, und vom Teichhüttenteich I getrennt in jeden der drei Teiche II—IV.

Bezüglich der Tabellen usw. muß ich folgendes bemerken. Die Zahlen geben die mittleren Maße meiner Zeichnungen, die bei 305facher Vergrößerung hergestellt wurden, in mm an. Als Länge bezeichne ich die Länge des Panzers ohne Vorder- und Hinterdornen, als Gesamtlänge die Panzerlänge inklusive der vorderen Mediandornen. Die relativen Maße sind für eine Länge = 100 berechnet

und zwar ist diese Länge bald die Panzerlänge allein, bald mit Einbeziehung der Vorderdornen. Auf ein und derselben Tabelle sind aber die Reduktionsweisen dieselben. Da die Mediandornen keine nennenswerte selbständige Temporalvariation zeigen, bleiben die Unterschiede in der Berechnungsart der Relativmaße bei den einzelnen Teichen ohne Belang. Auf den Kurventabellen sind durchgängig für dieselben Maße dieselben Strichmethoden verwendet. Die Zeichnungen sind alle bei 305facher Vergrößerung hergestellt, nur auf $^1/_2$ verkleinert wiedergegeben.

Betrachten wir nun zunächst die speziellen Verhältnisse, um dann eine allgemeine Zusammenfassung der Resultate zu geben.

I. Teichhüttenteich II—IV.

a) Im Jahre 1913 (Fig. 20—27).

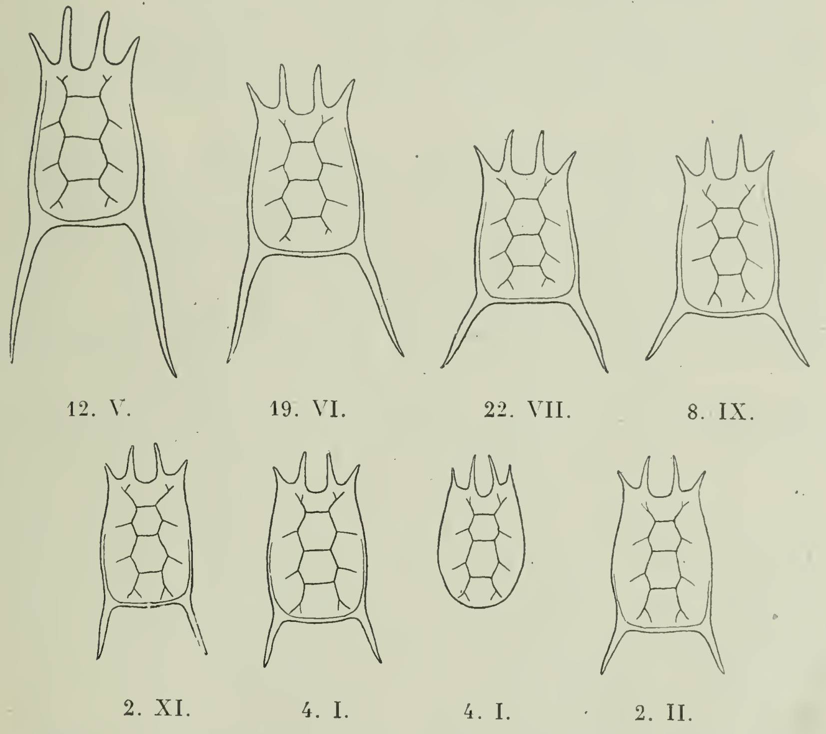
Die Untersuchung in diesen Teichen im Jahre 1913 beansprucht besonders deshalb unser Interesse, weil hier ganz einwandfrei — so einwandfrei, wie es bisher an einem Freilandgewässer noch niemals beobachtet werden konnte — zu erkennen ist, daß tatsächlich aus dem Latenzei langstachlige *(divergens-)*Formen hervorgehen, die dann in steter Reduktion sich in *brevispina* und dann sogar teilweise in *curvicornis* umwandeln, und daß diese Reduktion in den Grundzügen von äußeren Verhältnissen unabhängig ist. Diese drei Teiche waren nämlich im Herbst 1912 vollkommen trocken gelegt worden und wurden erst im Anfang Mai 1913 wieder bespannt. So haben wir die sicherste Gewähr, daß eine reine Kultur aus Latenzeiern vorliegt. In allen drei Teichen, die fast ganz dieselben Lebensbedingungen darbieten, verlief der Variationszyklus in derselben Weise, wobei wir jedoch nur den Variationsgang im Teich IV herausgreifen.

Die aus dem Latenzei kommende Form (Fig. 20) erleidet bis in den Juli eine intensive Reduktion, die durch den steilen Kurvenabfall gekennzeichnet ist. Die Panzerlänge erreicht ein Minimum im Juli ohne weitere Reduktion zu erfahren, die Hinterdornen nehmen jedoch weiter bis zum September ab.

Variationszyklus im Teichhüttenteich IV, 1913—14[1]).

Datum	Länge	Gesamtlänge	Mediandornen	Submediandornen	Hinterdornen	Panzerbreite	Mediandornen relativ	Submediandornen relativ	Hinterdornen relativ	Panzerbreite relativ	Frequenz
12. V.	41	59	18	11	42	31	43.2	26.4	100.8	74.4	verstreut
19. VI.	38.2	52	13.8	8.6	31	30.8	35.8	22.3	80.6	80.0	zieml. häuf.
22. VII.	34.5	47.1	12.6	8.1	22.7	28	36.5	23.4	67.8	81.2	verstreut
8. IX.	34.5	46.5	12.0	7.5	17	27.5	34.8	21.7	49.3	79.7	selten
2. XI.	34.3	45.6	11.3	5.6	14.5	24.8	32.7	16.2	42.0	71.9	selten
4. I.	35.4	46.9	11.5	7.0	14.4	25.8	32.2	19.6	40.3	72.2	vereinzelt
2. II.	35.0	46.5	11.5	7.0	14.0	26	32.2	19.6	39.2	72.8	selten

Fig. 20—27. Variationszyklus im Teichhüttenteich IV.



Erst im Jänner findet man dann vereinzelt stachellose Exemplare als letztes Reduktionsprodukt, aber sicher ist, daß nur ein geringer Teil der *Anuraea* soweit reduziert wird. Im Jänner-Februar erfolgt dann offenbar die Latenzeibildung. Eine ganz analoge Reduktion zeigen, wenn auch weniger stark, die Median-

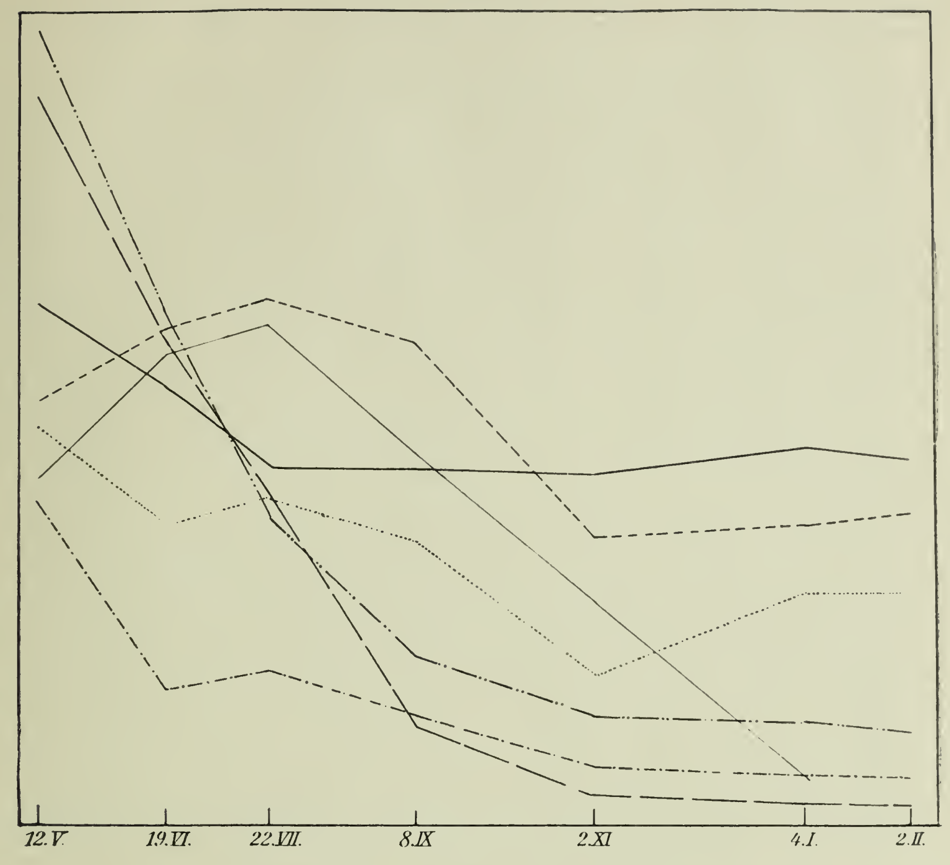
[1]) Am 4. I. fanden sich noch einige *curvicornis*-Exemplare, deren Maße nicht in obige Tabelle einbezogen sind. Die Gesamtlänge betrug nur 96 μ!

und Submediandornen. Abweichend verhält sich nur die Breite, insofern man sie relativ betrachtet, denn sie nimmt zunächst zu und erreicht im Juli ihr Maximum. Die absolute Breite verhält sich ähnlich wie die Länge.

Liegt nun hier eine reine Reduktionsreihe im Sinne Krätzschmars vor, bei der von dem Einfluß äußerer Faktoren nichts zu erkennen ist, so kann man doch diesen Einfluß sehr gut an der Stellung der Hinterdornen erkennen. Wie ein Vergleich der ziemlich gleich langstachligen Exemplare vom Juli und September mit denen vom November und Jänner ergibt, divergieren im Sommer die Hinterdornen sehr stark, während sie im Winter mehr parallel stehen. Das steht, wie später noch näher dargestellt werden soll, offenbar mit der verschiedenen inneren Reibung und dem damit zusammenhängenden Widerstandsdruck des Wassers bei der Rotation der *Anuraeen* um eine Achse in Zusammenhang.

Die Betrachtung der Mediandornen in ihrer gegenseitigen Stellung lehrt, daß sie bei den langstachligen Formen *(divergens, aculeata typ.)* mehr divergieren, bei den kurzstachligen aber parallel stehen oder sogar mehr konvergieren. Mit der Reduktion hängt es auch zusammen, daß die Hinterdornen immer dünner werden, jedoch ist es besonders interessant, daß diese Veränderung zuerst trotz der Verkürzung noch nicht eintritt, so daß zunächst zwar kurze, aber dicke Stacheln resultieren. Erst ganz am Ende der Reduktion findet dann meist noch eine Verdünnung dieser Stacheln statt. Wenn wir im Sinne Krätzschmars annehmen, daß es sich bei der Reduktion der Gesamtgröße um eine mit der andauernden Parthenogenese zusammenhängende physiologische Degeneration handelt, indem infolge relativen Nahrungsmangels durch Verkleinerung des Eies eine Reduktion der Gesamtgröße und insbesondere der geringe vitale Bedeutung besitzenden Hinterdornen stattfindet, so können wir diese sukzessive und stufenweise erfolgende Reduktion der Hinterdornen nach Dicke und Länge gut verstehen. Zunächst findet eine Abnahme der Länge statt, hat diese fast ein Minimum erreicht, so kann weitere Materialersparnis nur mehr durch eine Dickenreduktion erreicht werden. Parallel damit geht auch ein zunehmendes Dünnerwerden der Vorderdornen.

Da die hier beobachtete Variation besonders typisch im Sinne



Curventabelle 2, Teichüttenteich IV, 1913—14.
——— Gesamtlänge ·········· Lateraldornen, relat. ——— Wassertemperatur
—··—·· Hinterdornen, absol. - - - - - Breite, relat.
— — — Hinterdornen, relat.[1]) —•—•— Mediandornen, relat.

einer vorwiegend[2]) durch innere Faktoren bestimmten Veränderung ist, so sei darauf noch näher eingegangen. Besonders auffällig ist die rasche Reduktion schon in den ersten Monaten, worauf dann später die weiteren Veränderungen viel langsamer von statten gehen. Nehmen wir nun als Ursachen zunächst ganz allgemein innere physiologische Bedingungen an, wie sie als Folgeerscheinung länger andauernder Parthenogenese auftreten. Es handelt sich demnach nicht um eine im eigentlichen Sinne erbliche

[1]) Um die extremen Curvenpunkte unterzubringen, wurde diese Curve auf den Curventabellen 2, 5 und 6 gegenüber den anderen in ihrer Höhe auf ½ verkleinert.

[2]) Ich sage vorwiegend, da in unserem Falle wohl noch äußere ungünstige Faktoren diese Reduktion besonders beschleunigen halfen.

Variationsreihe, da sie gewissermaßen nicht als Erbanlage im Keimplasma enthalten ist, sondern nur eine reine und in diesem Sinne zufällige Begleiterscheinung anderer typischer Verhältnisse darstellt, die einmal gegeben eben diese Veränderungen nach sich ziehen. Sobald Parthenogenese auftritt, werden diese Folgen auftreten und zwar können sie offenbar, wie wir noch sehen werden, durch äußere Faktoren verstärkt oder abgeschwächt werden. Warum aber findet diese anfangs so intensive Reduktion so bald ihr Ende, so daß dann nur mehr sehr geringe weitere Veränderungen stattfinden, also ein relativ stabiler Zustand erreicht worden zu sein scheint? Einmal ist es klar, daß die Gesamtgröße einer Art nicht unter eine gewisse Größe sinken kann ohne die Lebensfähigkeit tiefgreifend zu schädigen. Obwohl das feststehen dürfte, können wir zunächst die Beweiskraft für den vorliegenden Fall nicht einsehen. Aber noch ein zweiter Grund kommt hinzu. Es ist bekannt, daß erblich stark und tief befestigte alte Charaktere nur wenig und schwer beeinflußbar sind, sie sind in der Artkonstitution zu tief begründet. Wenn wir nun in unserem Falle finden, daß die langdornigen und großen Formen besonders stark durch diese physiologischen Faktoren beeinflußbar sind, die kurzstachligen jedoch wenig[1]), so dürfte man wohl zum Schlusse geneigt sein, daß die bedeutende Größe der *divergens*-Formen weniger fest erblich im Artcharakter fixiert ist, als die Charaktere der mittel- und mehr kurzstachligen Exemplare. Und da man außerdem findet, daß in vielen Teichen aus den Latenzeiern nicht die forma *divergens,* sondern eine mehr minder an *typica* erinnernde Form ausschlüpft, so scheint mir sicher zu sein, daß *divergens* nicht die dem Zyklus als typische *aculeata* zu Grunde liegende Form darstellt, sondern gewissermaßen als luxuriierende Varietät aufgefaßt werden muß. Ich betrachte es demnach als sicher, daß — von eventuell sekundär entstandenen erblichen Verhältnissen abgesehen — als Resultat des Sexualaktes kurzstachliger *Anuraeen,* aus dem dadurch erzeugten Latenzei nur wenn die Elterngeneration und überhaupt die ganze Population unter gün-

[1]) In Übereinstimmung damit steht, daß ich fast nie in den Teichen eine vollständige Reduktion auf *curvicornis* fand; die *brevispina* mit mehr weniger kurzen Hinterdornen kann monatelang ziemlich unbeeinflußt und stabil bestehen, um erst nach der Latenzeiproduktion langsam zu verschwinden.

stigen Bedingungen lebte, daraus langstachlige *divergens*-Formen entstehen. Diese Frage experimentell zu untersuchen, also welchen Einfluß die Bedingungen, denen die Elterngenerationen und die erzeugten Latenzeier ausgesetzt waren, auf die Form der sexuell erzeugten Tiere haben, wäre für die Beurteilung der Abstammungsverhältnisse der einzelnen Zyklen von Interesse.

Nimmt man nun die oben auseinander gesetzten Verhältnisse als gegeben an, so erklärt sich der anfangs intensive Reduktionsverlauf ganz leicht. Daß überhaupt eine Reduktion stattfindet, kann dadurch nicht erklärt werden. Denn in der *aculeata typica* und nicht in kurzstachligen Formen haben wir den Grundtypus der Variation vor uns.

b) Im Jahre 1915 (Fig. 28—35).

Aus dem Jahre 1914 liegen mir leider keine Fangserien vor, so daß eine unmittelbare Kontinuität zwischen den Untersuchungen von 1913 und 1915 leider nicht besteht. Im folgenden bespreche ich nur den Variationszyklus im Teich II und IV, ganz analog verläuft er im Teich III.

Betrachten wir zunächst Teich IV (Fig. 28—35). Am Beginn der Untersuchungen am 2. April finden wir ziemlich kurzstachlige Exemplare, die eher in der Mitte zwischen *brevispina* und *typica*, ersterer jedoch bezüglich des Verhaltens der Vorderdornen näher, stehen. Am 2. Mai finden wir dann bedeutend langstachligere[1]), die bezüglich der Vorderdornen ebenfalls schon mit der *typica* übereinstimmen; im Juni hat dann eine weitere Größenzunahme in jeder Hinsicht stattgefunden, und es zeigt sich auch schon ein geringer Grad von Heterospinie und verschiedener Stachelstellung, was beides für die langstachligen Formen charakteristisch ist. Damit ist der Höhepunkt der Variationsreihe erreicht und finden wir mit Ausnahme einiger Unregelmäßigkeiten, von denen später noch die Rede sein soll, eine Reduktionsreihe, die bis in den Spätherbst dauert. Im November konnten keine Exemplare mehr gefunden werden.[2]) In dieser Variationsreihe haben wir also

[1]) Es sei hier nochmals bemerkt, daß die zu einer bestimmten Zeit gefundenen Formen von ganz derselben Stachellänge sind, also nur sehr geringe Individualvariation sich findet, welcher Umstand für die Beurteilung der Tabellen sehr wesentlich ist.

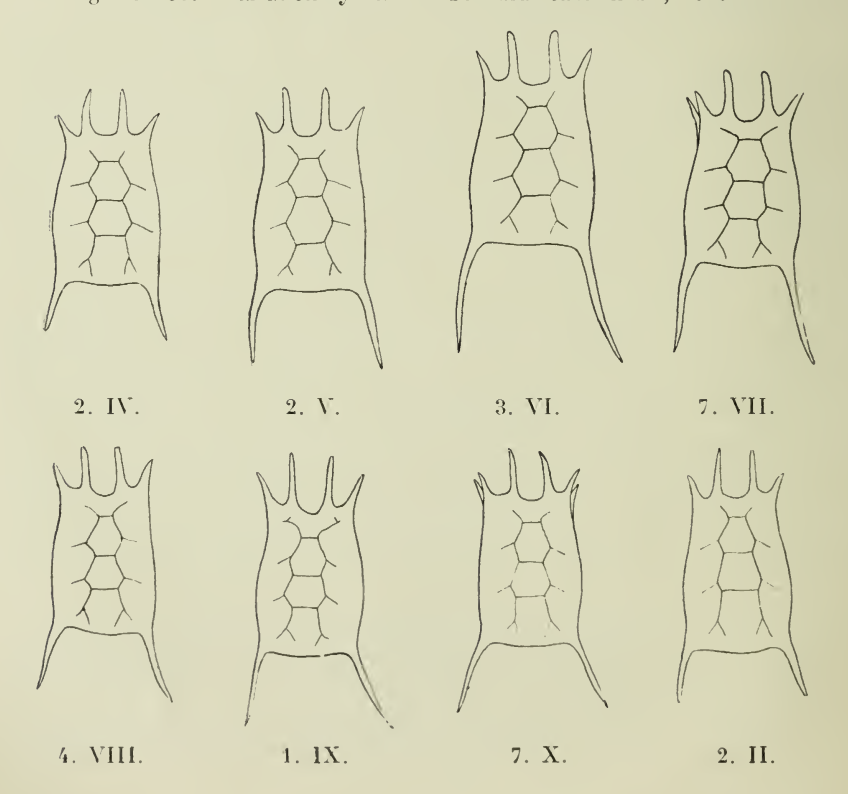
[2]) Die im Februar 1916 gefundenen Tiere sind Abkömmlinge der Oktoberformen. Man beachte, wie langsam die Reduktion im Winter vorschreitet!

Variationszyklus im Teichhüttenteich IV, 1915.

Fang-datum	Gesamt-länge	Länge	Breite	Median-dornen	Submedian-dornen	Hinter-dornen	Breite relativ	Median-dornen relativ	Submedian-dornen relativ	Hinter-dornen relativ	Frequenz
2. IV.	50	38	28	12	7	14	56	24	14	28	verstreut
2. V.	52	39	29	13	8	23	55	24.7	15.2	43.7	zieml. häuf.
3. VI.	57	42.4	31.3	14.6	9.3	32	53	24.8	14.8	54.4	vereinzelt
7. VII.	53	39.7	30.3	13.3	9.3	25	57	25.2	17.6	47.5	zieml. häuf.
4. VIII.	50	38	28.0	12	9.0	21	56	24.0	18.0	42.0	—
1. IX.	53	37.5	28.0	15.5	9.0	22	53	29.4	17.1	41.8	vereinzelt
7. X.	53	38	27.0	14	8.0	21	51	28.6	15.2	39.9	sehr selten

eine durchgreifende Verschiedenheit zu der im Jahre 1913. Wir sind nämlich gezwungen, eine Additionsreihe anzunehmen. Man wird nun sagen, das Auftreten von langstachligen Formen sei daraus zu erklären, daß diese eben aus Latenzeiern abstammen, jedoch finden wir nicht eine einmalige, sprungartige Zunahme der Größe und Stachellänge, sondern eine zweimalige von April auf

Fig. 28—35. Variationszyklus im Teichhüttenteich IV, 1915—16.



Mai und von da auf Juni, wobei immer der folgende Monat durch größere Maße sich auszeichnet. Da nun die in einem Fang vorkommenden Tiere vom selben Typus sind, also langsame Verdrängung durch neuauftretende sexuell erzeugte Formen ausgeschlossen ist, so muß man eine Additionsreihe annehmen. In Betracht der Verhältnisse im Teich II bin ich der Meinung, daß eine Addition jedoch möglicherweise nur von Mai auf Juni stattfindet, die Apriltiere wären demnach — und damit stimmt auch ihr Gesamthabitus überein — Endformen einer Reduktionsreihe. Aus den Latenzeiern kommen dann die ziemlich langstachligen Tiere des Mai, die im Laufe der nächsten Generationen eine Verlängerung der Hinterdornen und eine Vergrößerung erfahren, um dann vom Juni an endgültig der Reduktion zu verfallen. Es kann also eine Additionsreihe bei freilebenden Populationen vorkommen.

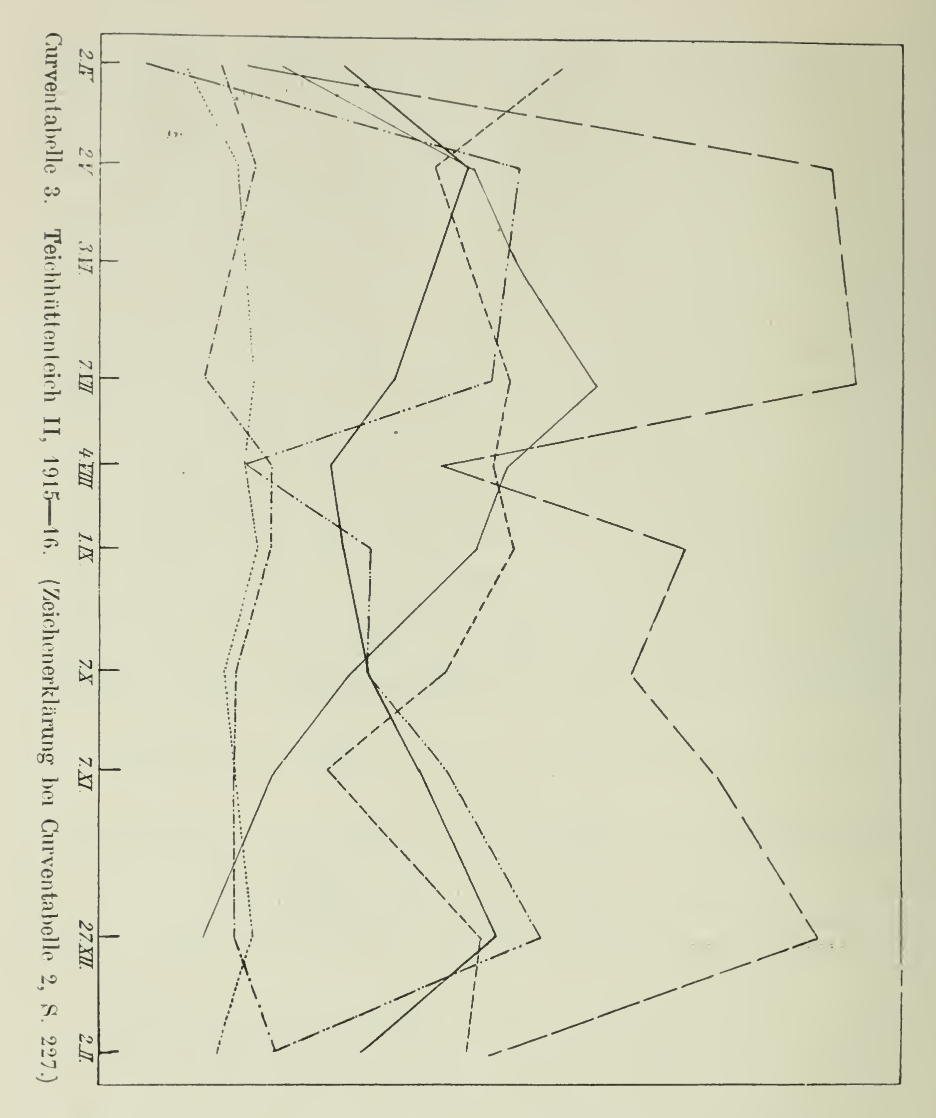
Bevor wir daran gehen, dieses im Jahre 1913 abweichende Verhalten näher zu analysieren, betrachten wir kurz den etwas vollständigeren Zyklus im Teich II, wobei auf eine spezielle Besprechung in Anbetracht der Tabelle hier verzichtet werden kann.

Variationszyklus im Teichhüttenteich II, 1915—16.

Fangdatum	Gesamtlänge	Länge	Breite	Mediandornen	Submediandornen	Hinterdornen	Breite relativ	Mediandornen relativ	Submediandornen relativ	Hinterdornen relativ	Frequenz
2. IV.	51	38	30	13	7.3	13	60	26	14.6	26	verstreut
2. V.	56	40.8	30.4	15.2	9.4	28	54.7	27.3	16.9	50.4	zahlreich
7. VII.	53	40.2	30.5	12.8	9.0	27	57.9	25.3	17.1	51.3	verstreut
4. VIII.	50.5	36.5	28.5	14.0	8.5	17	57	28.0	17	34.0	selten
1. IX.	51	37	29	14.0	8.8	22	58	28	17.6	44	selten
7. X.	52	38	29	14.0	8.5	22	55.1	26.6	16.1	41.8	selten
7. XI.	54	40	28	14	9.0	25	50.4	25.2	16.2	45	selten
7. XII.	57	43	33	14	9.6	29	56.5	23.8	16.3	49.3	verstreut
2. II.	51.5	38	28	13.5	7.5	18	56	27	15	36	selten

Auch hier kann man den unmittelbaren Einfluß äußerer Faktoren[1]), wenn man Formen mit gleich langen Hinterdornen ver-

[1]) Da im Hochsommer nicht selten eine sekundäre Verkleinerung mit nachfolgender Addition auftritt, glaube ich im Hinblick auf LAUTERBORNS Ergebnisse an *A. cochlearis* darin einen degenerierenden Einfluß höherer Temperaturen sehen zu müssen.



Curventabelle 3. Teichhüttenteich II, 1915—16. (Zeichenerklärung bei Curventabelle 2, S. 227.)

gleicht, gut erkennen. Die langstachligen Formen des Mai und Juli, insbesonders letztere, zeigen im Vergleich mit den Exemplaren vom November und insbesondere Dezember eine weit größere Spreizung und Heterospinie, welch letztere den Winterexemplaren ganz fehlt. Da wir es mit Tieren gleicher Hinterdornlänge und auch sonst gleichem Typus zu tun haben, Generationseinflüsse also ausscheiden, so kann dieser Unterschied nur in äußeren Bedingungen seinen Grund haben und wir finden ihn darin, daß, wie später noch dargelegt werden soll, die Widerstands- und Reibungsverhältnisse des Wassers im Winter andere als im

Sommer sind. Hinzuweisen wäre auch hier auf eine Erscheinung, die wir bereits bei der Besprechung der Variation im Jahre 1915 schon erwähnten, daß von Tieren gleicher Stachellänge immer diejenigen, die eine längere parthenogenetische Generationsfolge hinter sich haben, die dünneren und feineren Spinae besitzen.

Betrachten wir endlich den Variationsverlauf und die einzelnen Formen in den Teichen im Jahre 1915 mit den Verhältnissen im Jahre 1913, so können uns tiefgreifende Verschiedenheiten nicht entgehen. Wir sehen nämlich, abgesehen von Einzelheiten, die wohl in den verschiedenen Existenzbedingungen der einzelnen Jahre begründet sind, daß die aus den Latenzeiern kommenden Formen durchweg kurzstachliger sind als im Jahre 1913, und daß in den späteren Generationen die Exemplare der Jahre 1913 meist kleiner und kurzstachliger sind. In dem einen Jahre sehen wir eine langstachlige Form in relativ kurzer Zeit einer radikalen Reduktion verfallen, im anderen Jahre sehen wir diese Population als etwa mittelstachlige Tiere den Latenzeiern entschlüpfen und nur sehr gering reduziert werden, ja sogar eine Additionsreihe durchmachen. Hier liegt ein interessanter Unterschied vor, der eine Erklärung fordert.[1]) Wir sehen hier zunächst davon ab, daß die einer späteren Generation angehörenden Formen im Jahre 1913, also bei der anfangs besprochenen Reduktionsreihe, kleiner sind, als im Jahre 1915, was offenbar auf äußere Faktoren zurückgeführt werden darf. Bezüglich der Lösung obigen Problems erinnern wir uns nun daran, daß wir früher durch die Verhältnisse der plötzlichen Reduktion, wie sie die langstachligen Tiere 1913 erfuhren, gezwungen waren anzunehmen, daß die eigentliche typische, dem Zyklus zu Grunde liegende Form nicht *divergens*, sondern die mittelstachlige *typica* ist. Die Entstehung der extrem langstachligen Form, wie sie 1913 auftrat, brachten wir mit besonders günstigen Umständen in Zusammenhang. Diese könnten entweder darin gegeben sein, daß der dieser Generation vorangehende Variationszyklus unter besonders günstigen Bedingungen gelebt hatte, und daß auch die Sexualtiere, die die Latenzeier hervorbrachten, weniger reduzierte Formen waren. Außer diesen Faktoren, denen a priori wohl ebenfalls Bedeutung beigemessen

[1]) Obwohl vielleicht die Reduktion im Jahre 1913 noch durch äußere Faktoren beschleunigt wurde, so kann doch in diesen Umständen keine volle Erklärung dieser Unterschiede gefunden werden.

werden muß, halte ich aber das Schicksal, welches die Dauereier bis zu ihrer Keimung erfuhren, für wesentlich. Hier ist es nun von Bedeutung, daß die Latenzeier, aus denen die langstachligen Formen des Jahres 1913 hervorgingen, einer Ausfrierung und Austrocknung ausgesetzt waren, während die Tiere des Jahres 1915 aus ständig in Wasser befindlichen Latenzeiern hervorgegangen waren. Wenn wir nun noch hinzunehmen, daß viele Tatsachen bekannt sind — und jeder, der einen Teich vor und nach dem Ablassen bezw. der Bespannung untersucht hat, muß mir beistimmen — die zeigen, daß nach Austrocknen und Ausfrieren mehr Latenzeier keimen als sonst, so muß man es zumindest für diskutierbar halten, daß diese Faktoren auch auf die Kräftigkeit und Größe der neuen Generation einen Einfluß haben. Wie dem aber auch sei, sicher ist, daß aus den Latenzeiern derselben Population im selben Teiche unter verschiedenen Bedingungen verschiedene Formen hervorgehen können, demnach hat im einzelnen die Amphimixis nicht volle Bestimmungsgewalt, wiewohl notwendigerweise durch sie langstachligere Formen entstehen müssen. Es findet zwar ein Abschluß der Variationsreihe durch den Sexualakt statt dergestalt, daß die im Laufe der Parthenogenese stark an Vitalität abgenommene Population dadurch wieder auf ein höheres Niveau gehoben wird, indem durch die Verschmelzung zweier Idioplasmen in der Amphimixis die schädliche Wirkung monogener Fortpflanzung aufgehoben und beseitigt wird, — aber dieser Abschluß und die Herstellung des ursprünglichen Typus ist nur im allgemeinen bestimmt, indem derselbe langstachliger sein muß. Ob aber die sexuell erzeugten Tiere größere oder geringere Langstachligkeit besitzen, das hängt von verschiedenen äußeren Bedingungen ab und nicht von der Amphimixis als solcher. Ich sage als solcher, denn die Konstitution der Kopulanten muß allerdings auf das Sexualprodukt einen Einfluß haben.

Sehen wir uns nun auf Grund dieser Erörterungen nochmals den Zyklus unserer Art im Jahre 1915 an. Da zeigt sich nun, daß die Variationsbreite geringer ist als im Jahre 1913, was dadurch bedingt ist, daß einmal die Ausgangsform weniger extreme *divergens*-Charaktere zeigt und auch die Reduktion viel weniger weit

geht. Den entgegengesetzten Fall finden wir im Jahre 1913. Damit zeigt sich, daß der erstere Zyklus, wenn wir von der bedeutenderen Gesamtgröße absehen, dem DIEFFENBACH'schen Typus, der zweite mehr dem KRÄTZSCHMAR'schen Typus entspricht und gleichzeitig zeigt sich, daß in ersterem Falle der Einfluß äußerer Faktoren zu beobachten ist. Falls wir es nun hier mit einer allgemeineren Erscheinung zu tun haben, so versuchen wir, daraus einige Schlüsse zu ziehen, jedoch müssen erst weitere diesbezügliche Beobachtungen nähere Bestätigung dafür erbringen.

Wir hätten also offenbar die Tiere des Zyklus 1913 dem *variabilis*-Typus, die von 1915 dem typischen *aculeata*-Typus schlechthin gleichzusetzen, und tatsächlich scheinen die Verhältnisse so zu liegen. Ist auch die Form 1915 viel größer als die DIEFFENBACH'sche, so macht das nicht viel aus, da die Größe jedenfalls nur ein sekundäres Merkmal darstellt, wie auf Grund meiner Beobachtungen schon eingangs festgestellt wurde. Aus dieser Parallelisierung ergibt sich nun aber eine wichtige Konsequenz, denn die Tiere vom Jahre 1913 und 1915 stehen in unmittelbarem genetischem Zusammenhang, daraus folgt nun aber, daß die KRÄTZSCHMAR'sche Einteilung, die wir schon früher bezüglich der Größenordnung als unzutreffend erkannt haben, auch hinsichtlich des Gesichtspunktes der Beeinflußbarkeit und Variationsbreite nicht zu recht besteht. Der Gegensatz ist möglicherweise ein anderer, und ich glaube, daß es sich so verhält. Um Mißverständnisse zu vermeiden, möchte ich gleich jetzt bemerken, daß ich hier auf Grund meiner Beobachtungen lediglich die Genese des von KRÄTZSCHMAR aufgestellten Gegensatzes, insoweit sie aus den Verhältnissen an derselben Kolonie zu verschiedenen Zeiten erkannt werden kann, untersuche, wobei es offen gelassen werden muß, ob nicht sekundär erblich verschiedene Kolonien in dieser Beziehung entstanden sind.

Kommen in einer Kolonie aus irgend welchem Grunde aus den Latenzeiern extrem langstachlige Formen hervor, so sind diese da sie sich ebenso wie die kurzstachligen und stachellosen vom Grundtypus der mittelstachligen entfernen, einer starken Reduktionswirkung ausgesetzt,[1]) bis sie bei mittelstachligen Formen an-

---

[1]) Es muß bemerkt werden, daß wir im allgemeinen diese Verhältnisse beobachten. Die verschiedene Langstachligkeit der Ausgangsformen hängt auch von lokalen Umständen ab.

gelangt sind, hierauf wird sie langsamer verlaufen, weil hier der erblich fest fixierte Grundtypus einer weiteren Reduktion stark hemmend im Wege steht. Demnach ist diese Reduktionstendenz bei langstachligen Formen meist so stark, daß sie durch äußere Faktoren im allgemeinen nicht beeinflußbar ist. Eine Wiederherstellung dieser extremen Formen ist nur durch Amphimixis unter günstigen Bedingungen möglich. Anders aber liegen die Verhältnisse, wenn die Ausgangsform des Variationszyklus zu anderer Zeit im selben Gewässer eine mehr mittelstachlige ist. Diese steht der Grundform des Zyklus nahe oder repräsentiert sie, und daher setzt die Reduktion nicht so stark ein, ja sie kann wegen ihrer geringen Intensität und weil sie eben nur der Ausdruck einer gewissen physiologischen Degeneration ist, durch äußere Faktoren gehemmt, bezw. eine Zeitlang in eine Additionsreihe umgewandelt werden. Schließlich allerdings wird die Reduktion unaufhaltsam vorwärtsschreiten, wobei es allerdings scheint, als ob sie bei dieser Form der Reduktion nicht so weit gehen dürfte, als bei der anderen langstachligen. Eine Additionsreihe ist aber auch hier nur dann möglich, wenn die physiologische Degeneration und Reduktion nicht zu weit vorgeschritten ist. So dürfte sich für die beobachteten Verhältnisse die einfache Erklärung ergeben. Aus diesen Verhältnissen kann sich nun auch ein erblich beeinflußbarer bezw. unbeeinflußbarer Zyklus entwickelt haben. Jedenfalls liegen die Dinge in den von mir beobachteten Fällen offenbar in der oben dargelegten Weise. Um Mißverständnisse zu vermeiden, möchte ich jedoch bemerken, daß es sich um keinen prinzipiellen Gegensatz beider Variationsreihen handelt. Wir haben einfach bei einem Zyklus, der mit extrem langstachligen Formen beginnt, zuerst eine außerordentlich starke Reduktionstendenz, die auf früher besprochene Verhältnisse zurückgeführt werden kann. Kommen jedoch aus irgend welchen Ursachen aus den Latenzeiern etwas kurzstachligere, also mittelstachlige Formen, so herrscht zwar auch Reduktion, aber diese wird, ebenso wie die Reduktion der langstachligen Reihe gegen Ende, minder intensiv verlaufen, und sie scheint auch weniger weit zu gehen. Diese Reduktionsreihe kann durch äußere Faktoren beeinflußt werden, solange durch die Parthenogenese die Vitalität der Tiere noch nicht zu stark beeinflußt ist, also besonders gegen den Anfang

der Reihe. Beide Variationszyklen sind jedoch keineswegs erblich und nicht einmal wesentlich, sondern nur graduell unterschieden, sie können im selben Gewässer zu verschiedenen Jahren gefunden werden. Wahrscheinlich ist es auch, daß auch die langstachlige Reihe mit intensiver Reduktionstendenz, wenn die Reduktion eine gewisse Größe erreicht hat, durch äußere Faktoren im Sinne einer Hemmung oder Umkehrung wenigstens durch kurze Zeit beeinflußt werden kann.

Mit allen diesen Auseinandersetzungen soll selbstverständlicherweise nicht in Abrede gestellt werden, daß die prinzipielle Gegenüberstellung von Krätzschmar nicht in manchen Fällen ihre Berechtigung haben kann — jedoch scheint mir eine vollkommen unbeeinflußbare Form, wenn man nur die Beobachtungen in freier Natur oder auch experimentell mehrere Variationszyklen hindurch untersucht, jedenfalls nur äußerst selten vorzukommen.

II. Teichhüttenteich I (Fig. 36—39).

Auch diesen Teich habe ich zwei Jahre (1913, 1915) hindurch untersucht. Er war vom Herbst 1914 bis Juni 1915 abgelassen gewesen, so daß also die Feststellungen nach seiner Bespannung im Jahre 1915 ein ähnliches Interesse beanspruchen, als die in einem der vorhergehenden Teiche. Auch hier finden wir, daß die aus den Latenzeiern kommenden Tiere sowie auch der Variationsverlauf in verschiedenen Jahren stark verschieden sein können.

Untersuchen wir zunächst den Variationszyklus im Jahre 1915.

Nachdem der Teich etwa 1 $^1/_2$ Monate bespannt gewesen war, finden wir zuerst am 4. August *Anuraea aculeata* und zwar zeigt sich, daß es mittelstachlige, fast ganz homospine (gleichlangstachlige) Formen sind, die aus den Latenzeiern hervorkommen. Im Verlaufe der nächsten Zeit nimmt nun die Länge der Hinterdornen und überhaupt die Gesamtlänge zu, um im Oktober das Maximum zu erreichen, gleichzeitig zeigt sich geringe Heterospinie

Variationszyklus im Teichhüttenteich I, 1915—16.

Fangdatum	Gesamtlänge	Länge	Breite	Mediandornen	Submediandornen	Hinterdornen	Breite relativ	Mediandornen relativ	Submediandornen relativ	Hinterdornen relativ	Frequenz
4. VIII.	52.3	38	29.5	14.3	9.3	24	56	27.1	17.6	45.6	verstreut
1. IX.	54.5	39.5	30.0	15	9.5	31	54	27.0	17.1	55.8	selten
7. X.	54.0	40.0	31.0	14	10.0	33	55.8	25.2	18.0	59.4	zieml. selten
2. II.	52.0	39	28	13	7.5	18	53.2	24.7	14.2	34.2	selten

und verschiedene Richtung der Hinterdornen, wie das für die langstachligen Formen des Untersuchungsgebietes so charakteristisch ist. In den folgenden Monaten waren keine *Anuraeen* mehr zu finden, da jedoch im Februar 1916 ziemlich weitgehend reduzierte Tiere gefunden wurden, die als Abkömmlinge der Sommertiere aufgefaßt werden müssen, so waren sie im Spätherbst wohl nur sehr selten.

Dieser Variationszyklus ist in zweifacher Hinsicht besonders interessant. Konnte bei den früher besprochenen Fällen von Additionsreihen vielleicht doch der Einwand erhoben werden, daß durch das Hineinspielen von Tieren aus anderen Generationsfolgen Täuschungen unterlaufen könnten, so ist das nun, da es sich gewissermaßen um eine Reinkultur aus Dauereiern handelt, wobei alle Tiere derselben Generation angehören, ausgeschlossen. Es können also schon die aus Latenzeiern kommenden mittelstachligen Formen durch äußere Faktoren eine Addition erfahren. Außerdem aber finden wir eine Bestätigung früher dargelegter Ansichten. Denn wenn wir die sexuell erzeugten Tiere des Jahres 1915 mit denen des Jahres 1913 vergleichen, so zeigt sich wiederum, daß in verschiedenen Jahren Tiere verschiedener Form und Größe aus den Dauereiern hervorgehen können, was für den Einfluß anderer Faktoren spricht. Weiters wurde früher die Vermutung ausgesprochen, daß die Tiere, die aus einer Eintrocknung und Ausfrierung unterworfen gewesenen Dauereiern hervorkommen, kräftiger und demgemäß langstachliger wären. Aus den jetzigen Beobachtungen scheint sich nun das Gegenteil zu ergeben. Nichtsdestoweniger möchte ich die obige Ansicht aufrecht erhalten, denn es wäre im vorliegenden Fall das Hineinspielen anderer Einflüsse nicht ausgeschlossen.[1]) Weiters finden wir nun, daß die vorliegende ursprünglich mittelstachlige Form eine ausgesprochene Beeinflußbarkeit durch äußere Faktoren zu erkennen gibt, was mir eben für den ursprünglicheren Charakter der mittelstachligen zu sprechen scheint. Damit soll selbstverständlich nicht geleugnet werden, sondern es ergibt sich sogar daraus, daß die *divergens* eine extreme und besonders robuste Varietät ist, die durch Amphimixis aber in unseren Fällen nur unter günstigen Bedingungen erzeugt werden kann, die aber manchmal als wirklich erblich fixierter Ausgangs-

---

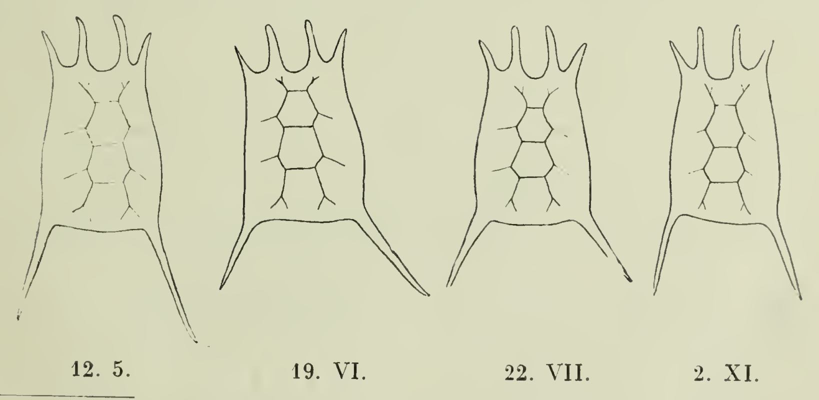
[1]) Sobald sich Gelegenheit ergibt, hoffe ich, diese Frage einer experimentellen Untersuchung unterwerfen zu können.

typus vorkommen kann, wie die Beobachtungen KRÄTZSCHMARS zeigen.[1]) Von diesem Standpunkt aus betrachtet ist allerdings die mittelstachlige *typica* eine weniger kräftige Form, die man auf minder günstige Bedingungen zurückführen kann, diese Form stellt jedoch das erblich fixierte Minimum, gewissermaßen die erbliche Ausgangsbasis dar, denn soweit bekannt ist, sind die sexuell erzeugten *Anur. aculeata*[2]) mindestens mittelstachlig. So scheinen mir die ursprünglichen Verhältnisse zu liegen. Sicher ist aber, daß daraus erblich fixierte Zyklen hervorgehen können, bei denen die Ausgangsform unter allen Umständen *divergens* ist, ebenso wie unter ungünstigen Verhältnissen eine erblich kurzstachligere Form hervorgehen kann. In den von mir beobachteten Fällen, in denen aus Latenzeiern unter verschiedenen Bedingungen verschieden langstachlige Formen hervorgehen, hätten wir eine erste Andeutung dieser Spaltungsprozesse, in denen unter dem Einfluß im wesentlichen wohl äußerer Bedingungen verschiedene erblich fixierte und unterschiedene Zyklen entstehen.

In mancher Beziehung andere Verhältnisse zeigt der Zyklus im selben Teich im J a h r e 1 9 1 3, wobei bemerkt werden muß (Fig. 36—39), daß vorher keine Trockenlegung erfolgte.

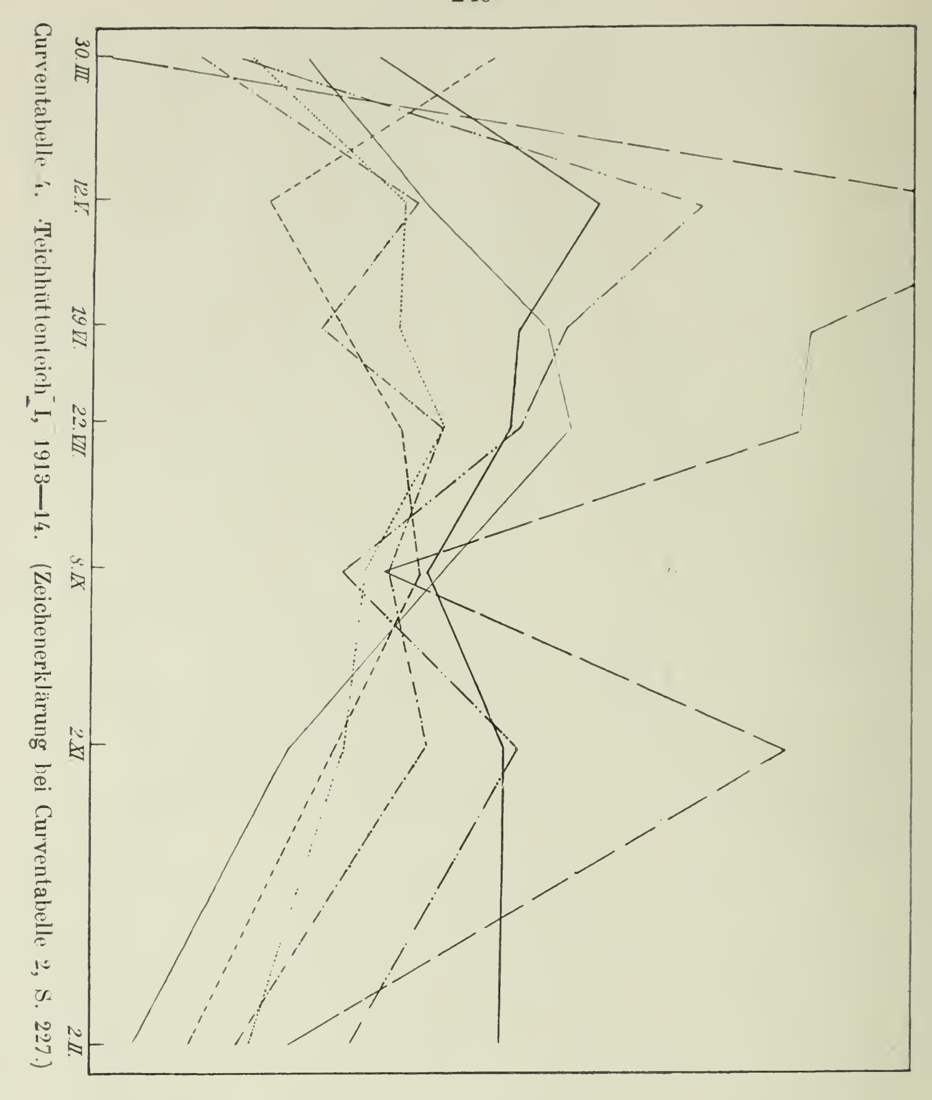
Wir setzen nur die Tabelle statt jeder besonderen Diskussion nachstehend her.

Fig. 36—39. Variationszyklus Teichhüttenteich I 1913.



[1]) Auch andere Autoren beobachteten selbstverständlich oft *divergens*, diese Beobachtungen reichen aber nicht über eine genügend lange Zeit, um sagen zu können, daß hier i m m e r aus Dauereiern notwendigerweise *divergens* und nicht unter Umständen *typica* hervorkommt.

[2]) Anders verhält sich dies bei dem von mir so bezeichneten Additions- oder Valgazyklus.



Curventabelle 4. Teichhüttenteich I, 1913—14. (Zeichenerklärung bei Curventabelle 2, S. 227.)

Variationszyklus im Teichhüttenteich I, 1913—14.

Fang-datum	Gesamt-länge	Länge	Breite	Median-dornen	Submedian-dornen	Hinter-dornen	Median-dornen relativ	Submedian-dornen relativ	Breite relativ	Hinter-dornen relativ	Frequenz
30. III.	47.5	38	31.5	9.5	6.5	11.5	24.7	16.9	81.9	29.9	selten
12. V.	56.5	41.9	31.6	14.6	10.1	30.3	33.5	23.2	72.6	69.6	verstreut
19. VI.	52.8	40.4	31.5	12.4	9.6	24.8	29.7	23	75.6	59.6	verstreut
22. VII.	52.6	38.2	30	13.4	9.6	22.8	34.8	24.9	78	59.2	verstreut
8. IX.	49	37	28.5	12	8	15.7	32.4	21.6	78.9	42.2	selten
2. XI.	52.3	38.2	29.1	13.1	8	22.6	34	20.8	75.6	58.7	verstreut
2. II.	52	41	29	11	7	16	26.4	16.8	69.6	38.4	sehr selten

Hier möchte ich nur auf eine rein morphologische Reduktionstatsache hinweisen. Die typische *brevispina,* wie wir sie als letzte Reduktionsform finden (30. III.), ist relativ breit, während die langstachligen eine geringere relative Breite besitzen. Sie unterscheiden sich außerdem durch die Beschaffenheit und Länge der Vorderdornen. Im Laufe der Reduktion der langstachligen Form finden wir zunächst eine Verkürzung der Hinterdornen und gleichzeitig eine Streckung und Verkürzung der Mediandornen. Sind beide dieser Merkmale schon ganz typisch wie bei *brevispina* ausgebildet (Jänner 1914), so haben wir zunächst meist noch die relativ geringe Breite, die den Tieren eine schmale, langgestreckte Gestalt verleiht. Erst ganz zuletzt im Variationszyklus, als sein letzter Abschluß, finden wir dann das Auftreten typischer, breiter *brevispina*-Formen (Februar 1914). Wir sehen also auch daraus, daß verschiedene Charaktere zu verschiedenen Zeiten von der Umwandlung ergriffen werden.

III. Auerteich I, 1915 (Fig. 40—41).

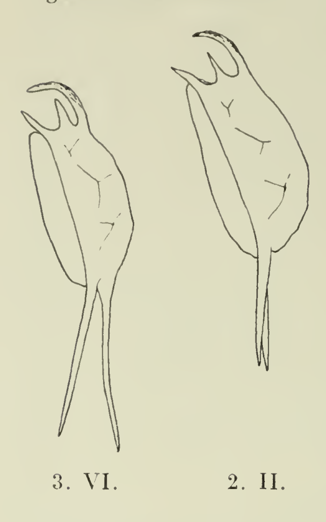
Auch hier haben wir einen Beweis für das tatsächliche Vorkommen einer Additionsreihe. Denn wir finden am 2. April neben stark reduzierten kurzstachligen Exemplaren noch mittelstachlige, die aus Latenzeiern offenbar gekommen sind. Gegen den Mai und weiter bis in den Juni findet dann eine Längen- und Hinterdornenzunahme statt, die allerdings nicht bedeutend, aber deutlich zu erkennen ist.

Variationszyklus im Auerteich I. 1915—16.

Frequenz	Gesamtlänge	Länge	Breite	Mediandornen	Submediandornen	Hinterdornen	Mediandornen relativ	Submediandornen relativ	Hinterdornen relativ	Breite relativ	Frequenz
2. IV.	54.7	41.3	28.5	13.4	8.1	22.8	24.1	14.5	41	51.3	zieml. häuf.
2. V.	56.0	41.8	32.2	1o.2	10	35	25.5	18	63.9	57.9	zieml. zahlr.
3. VI.	57.0	42.5	33	14.5	10	39	24.6	17	66.3	56.1	zieml. häuf.
4. VIII.	52	38	30	14	9.6	26	26.6	18.2	49.4	57	vereinzelt
27. XII.	43.5	32.5	25	11	6.5	10.5	25.3	14.9	24.1	57.5	vereinzelt
27. XII.	56.6	42	28	14.6	8.6	21	24.8	14.6	35.7	47.6	vereinzelt
2. II.	57	43	31	14	9	27	23.8	15.3	45.9	52.7	zahlreich
2. II.	45	33	27.5	12	8	12.5	26.4	17.6	27.5	60.5	selten.

In den weiteren Monaten findet dann ein starker Frequenzrückgang statt und in manchen Monaten (Juli, September-No-

Fig. 40, 41. Auerteich I, 1915—16.
Var. *divergens* und *typica* in genauer Seitenansicht.



vember) ist *Anuraea* überhaupt nicht nachzuweisen, jedenfalls fehlt sie aber nicht vollständig, da wir im Dezember neben langstachligeren auch ganz reduzierte finden, die nur von den Sommertieren abgeleitet werden können. Bemerken möchte ich noch, daß, wie später noch besprochen werden soll, die in Lateralansicht erkennbare verschiedene Ventral- bezw. Dorsalkrümmung des rechten und linken Hinterdornes nur in den Sommermonaten sehr deutlich verschieden ist, im Februar z. B. decken sich die beiden Hinterdornen in der Lateralansicht dagegen fast vollständig (Fig. 40, 41). Im Dezember finden wir nur zweierlei Typen. Ganz kurzstachlige reduzierte und mittelstachlige Formen. Im Februar finden wir gleichfalls diese zwei Formen, jedoch sind die mittelstachligen etwas langstachliger und größer geworden und auch die kurzstachligen haben etwas an Größe zugenommen. Nehmen wir nun noch hinzu, daß auch eine bedeutende Frequenzsteigerung auftritt, und daß in Anbetracht des seltenen Vorkommens im Dezember offenbar damals ungünstige Lebensbedingungen herrschten, so kann eine Additionsreihe insbesondere der langstachligeren nicht zweifelhaft sein. Ein Studium der mir vorliegenden Zeichnungen betreffend den allgemeinen Habitus der Tiere beider Monate führt zu demselben Resultat. Wir haben hier also den selteneren Fall einer Winteradditionsreihe vor uns.

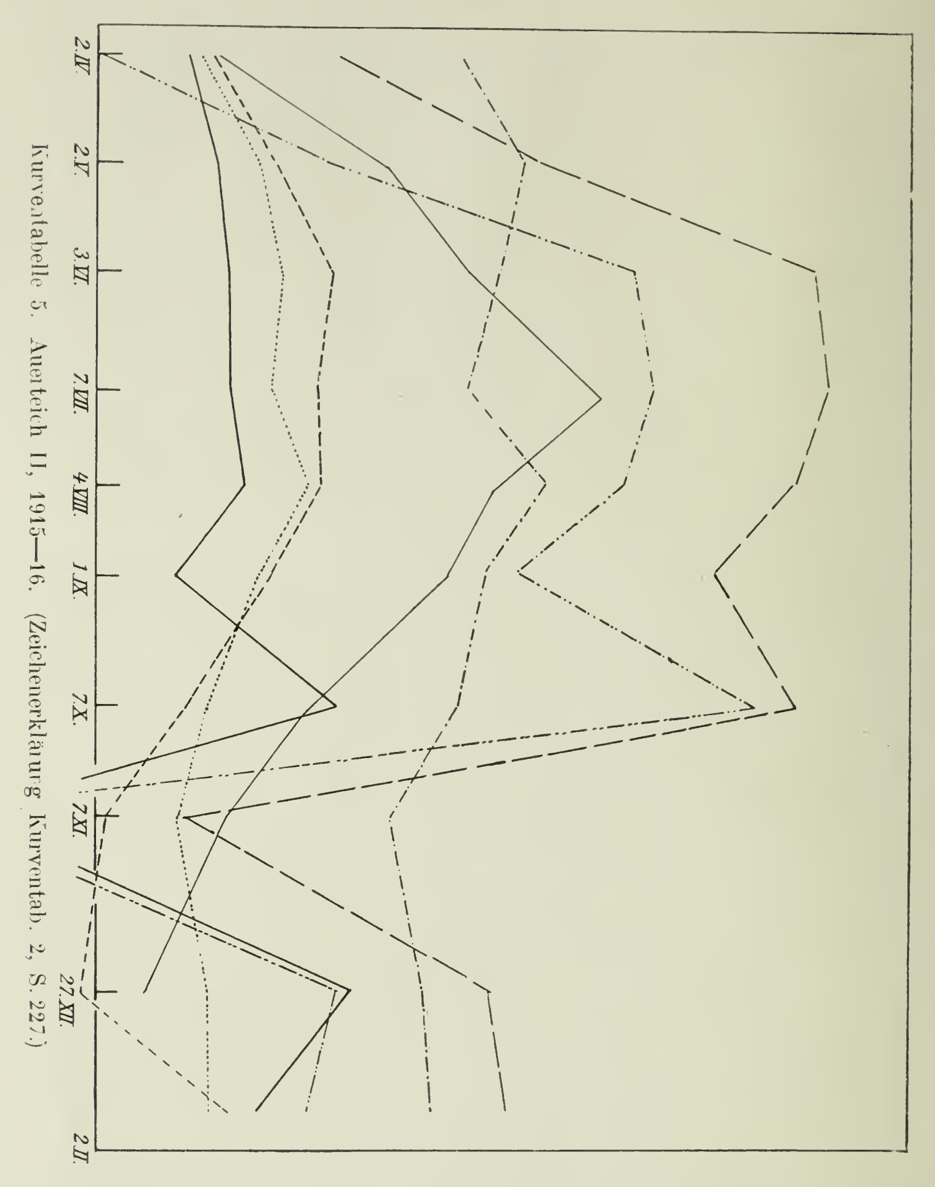
IV. Auerteich II, 1915 (Fig. 42—47).

Der Variationszyklus in diesem Gewässer ist insofern interessant, als es sich hier wieder um typische langstachlige *divergens*-Formen handelt. Da *Anuraea* in diesem Gewässer zu Anfang zahlreich auftrat, was von den Gewässern, in denen auch die den Zyklus beginnenden Tiere mehr mittelstachlig waren, nicht gelten kann, so scheint eine gewisse Parallele in obiger Hinsicht zu bestehen. Da wir nun auch diese langstachligen Formen beeinflußbar durch äußere Faktoren finden, kann Krätzschmars Ansicht in ihrer Allgemeinheit als widerlegt gelten.

Variationszyklus im Auerteich II, 1915—16.

Fang-datum	Gesamt-länge	Länge	Breite	Median-dornen	Submedian-dornen	Hinter-dornen	Breite relativ	Median-dornen relativ	Submedian-dornen relativ	Hinter-dornen relativ	Frequenz
2. IV.	54.6	40.8	30.7	13.8	8.3	21.2	55.2	24.9	14.9	38.1	zieml. häuf.
2. V.	55.6	40.5	32.1	15.1	9.6	29.6	57.7	27.1	17.2	53.1	zieml. häuf.
3. VI.	56	41.5	33.3	14.5	10	41 3	59.9	26.1	18	74.3	zieml. zahlr.
7. VII.	56	42	33	14.0	9.8	42.0	59.4	25.0	17.6	75.6	vereinzelt
4. VIII.	56.6	41	33	15.6	10.6	41	59.4	28.0	19	73.8	vereinzelt
1. IX.	54.0	39.7	32	14.3	9.6	37	57.6	25.7	17.2	66.6	selten
7. X.	60	44.5	34	15.5	9.5	46	54.4	24.8	15.2	73.6	vereinzelt
7. XI.	44	34	23.4	10	6.5	12	51.4	22.0	14.3	26.4	sehr selten
27. XII	60.5	46	31	14.5	9.5	31	49.6	23.2	15.2	49.6	vereinzelt
2. II.	57	43	30	14	9	30	54	23.8	15.3	51	zieml. häuf.
2. II.	51	35	26	12	7	16	52	24	14	32	vereinzelt

Im April haben wir zunächst eine ziemlich mittel-kurzstachlige Form, die sich auch im Aussehen als wahrscheinliche Reduktionsform erkennen läßt. Im Mai finden wir dann bedeutend langstachligere Exemplare, die auch das für *typica* charakteristische Vorderende haben. Hier liegen nun offenbar Formen vor, die aus Latenzeiern stammen, bis in den Juni findet dann eine bedeutende Stachellängenzunahme statt. Die Juniexemplare zeigen außer den typischen *divergens*-Charakteren noch die im Mai bereits angedeutete Heterospinie, und die verschiedene Stellung der Hinterdornen, die ebenfalls für die langstachligen Formen des Untersuchungsgebietes charakteristisch ist. Man wird mir nun einwerfen, daß diese Exemplare nicht direkte Descendenten der Maitiere seien, sondern aus Latenzeiern stammen. Jedenfalls muß zugegeben werden, daß das eine zweite, jedoch minder wahrscheinliche Möglichkeit ist, denn wir wären dann gezwungen, eine Additionsreihe der kurzstachligeren Apriltiere zu den Maitieren anzunehmen. Jedenfalls scheint mir persönlich die Additionsreihe in Übereinstimmung mit anderen Beobachtungen von Mai bis Juni sicher zu sein. Es findet übrigens auch eine zweifellose Stachelverlängerung von Juni auf Juli statt, die eo ipso von allen andersartigen Deutungen frei ist. Das scheint nun in einem gewissen Widerspruch zu früheren Darlegungen zu stehen, in denen wir, gestützt auf diesbezügliches Beobachtungsmaterial fanden, daß die *divergens*-Formen infolge ihrer starken Reduktionstendenz durch äußere Faktoren im Sinne einer Additionsreihe nicht beeinflußt



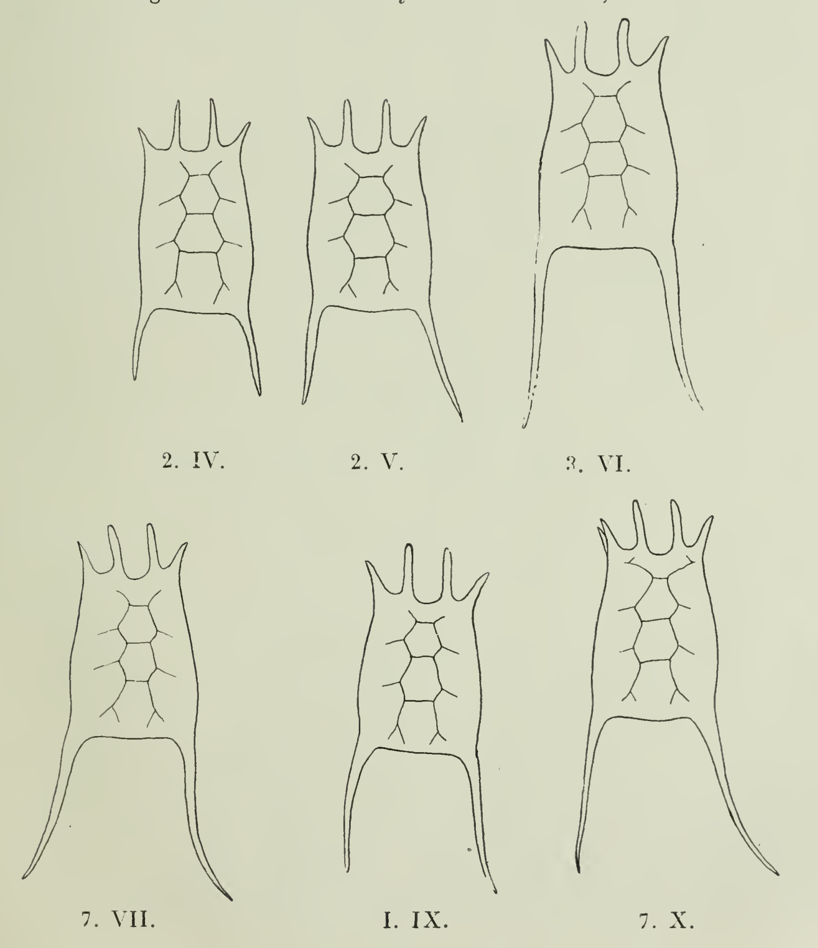
Kurventabelle 5. Aueteich II, 1915—16. (Zeichenerklärung Kurventab. 2, S. 227.)

werden können. Obgleich nun dieser Gegensatz zwischen mehr langstachligen und mehr mittelstachligen Ausgangsformen eines Variationszyklus zweifellos in vielen Fällen besteht, so müssen wir doch hier einige ergänzende Bestimmungen hinzufügen. Wenn wir in einem früheren Fall fanden, daß langstachlige Ausgangsexemplare sich in kurzer Zeit in mittel- und kurzstachlige Formen reduzierten, so liegen dort einmal, wie früher schon bemerkt, offenbar beschleunigende Wirkungen äußerer Faktoren vor,

andererseits aber sind dort auch die aus den Latenzeiern kommenden Exemplare langstachlig, während hier die Ausgangsexemplare mehr mittelstachlig sind und erst sekundär zu langstachligen im Laufe einer Additionsreihe werden. Es liegen also doch gewisse Unterschiede vor, die das verschiedene Verhalten und auch meine Aufstellungen als berechtigt erscheinen lassen.

Bezüglich der weiteren Variationsverhältnisse möchte ich noch auf folgendes hinweisen. Im September finden wir eine plötzlich eintretende Reduktion, die mit gleichzeitiger Frequenzabnahme einhergehend offenbar durch ungünstige Verhältnisse bedingt ist. Außerdem kann bei so spärlichem Material wie das von diesem Monat hinsichtlich *Anuraea* war, von einer genauen Ermittlung der Mittelwerte nicht wohl die Rede sein. Gegen den

Fig. 42—47. Variationszyklus Auerteich II, 1915—16.



Oktober findet dann eine Vergrößerung statt, die teilweise auf Addition, teilweise wohl nur auf das Hineinspielen der Messungen zurückzuführen ist. Auffallend ist der Befund im November, jedoch ziemlich nichtssagend, da in meinem Material nur einige ganz verkümmerte Tiere sich fanden. Die langstachligen Tiere des Dezember sind natürlich direkte Descendenten der Oktoberexemplare ebenso wie die langstachligeren Februartiere. Die reduzierten Februartiere stammen offenbar von den reduzierten Formen des November ab.

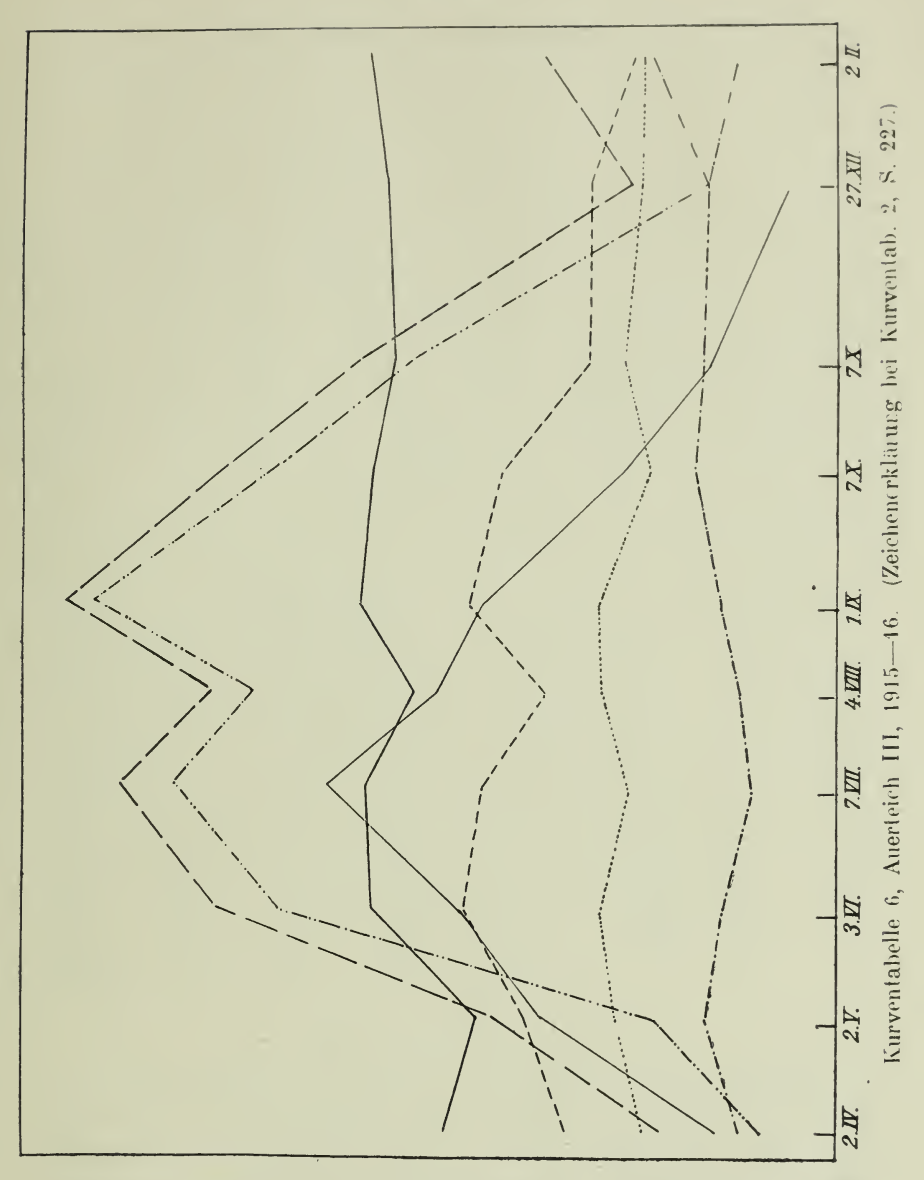
Bezüglich des Gesamtzyklus möchte ich endlich noch auf die große Konstanz der Panzergröße und auch auf die im ganzen recht geringe Reduktion der Hinterdornen hinweisen, Tatsachen, die für besonders günstige Bedingungen im vorliegenden Gewässer sprechen und so auch die bedeutende Addition der langstachligen im Spätfrühjahr erklärlich, und so diese Ausnahme verständlich erscheinen lassen.

V. Auerteich III. (Fig. 48—56.)

Diesen Teich habe ich ebenfalls zwei Jahre (1913, 1915) hindurch untersucht. Im Jahre 1913 war jedoch *Anuraea aculeata* nicht genügend zahlreich vorhanden, fehlte auch in vielen Monaten vollständig, so daß ich hier nur den Zyklus im Jahre 1915 näher

Variationszyklus im Auerteich III, 1915—16.

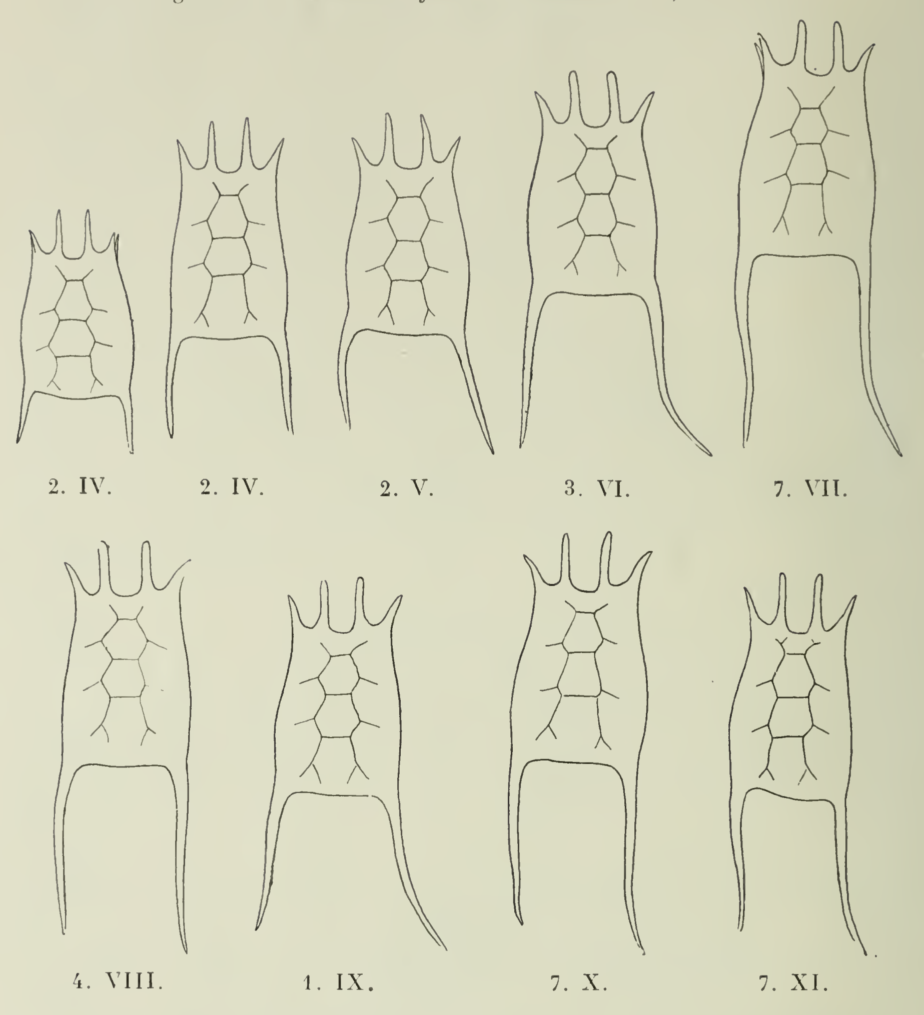
Fang-datum	Gesamt-länge	Länge	Breite	Median-dornen	Submedian-dornen	Hinter-dornen	Breite relativ	Median-dornen relativ	Submedian-dornen relativ	Hinter-dornen relativ	Frequenz
2. IV.	49.2	42.2	28.7	12.6	7.8	16.1	57.4	25.2	15.6	32	zahlreich
2. IV.	56	46.6	30.8	13.8	9.0	28.8	55.4	24.8	16.2	51.8	zahlreich
3. V.	55	40.5	31.6	14.5	9.7	32.3	56.8	26.1	17.4	58.1	zieml. häuf.
7. VI.	58.8	43.7	34.8	15.1	10.6	46.3	59.1	25.6	18	78.7	zahlreich
4. VII.	59	44.7	34.3	14.3	10	50.6	58.3	24.3	17	86	häufig
1. VIII.	57	42.4	33	14.6	10.6	47.0	56	24.8	18	79.9	selten
7. IX.	59	44	34.6	15	10.6	53.0	58.8	25.5	18	90	selten
7. X.	58.5	43	34	15.5	9.5	46.0	57.8	26.3	16.1	78.2	selten
7. XI.	53	41	30	12	7.0	11	54	21.6	12.6	19.8	selten
7. XI.	57.8	42.8	32	15	10.5	40	54.4	25.5	17.8	68	verstreut
27. XII.	58	43	32	15	10	28	54.4	25.5	17	47.8	verstreut
2. II.	58.5	44	31	14.5	10	30	52.7	24.6	17	51	
2. II.	55	33	25	12	7	14	42.5	20.4	11.9	23.8	



Kurventabelle 6, Auerteich III, 1915—16. (Zeichenerklärung bei Kurventab. 2, S. 227.)

bespreche. Dieser ist in vieler Beziehung und gerade in den wesentlichsten Punkten mit dem im Auerteich II übereinstimmend, nur daß die Additionsverhältnisse im Frühjahr noch deutlicher und ganz einwandfrei hervortreten. Neben den ganz reduzierten Formen finden wir am 2. April noch langstachligere, die offenbar aus Latenzeiern stammen. Während die kurzstachligen nun absterben, erfahren die langstachligeren eine Verlängerung ihrer Hinterdornen und Körperlänge gegen den Mai. Im Juni sehen

Fig. 48—56. Variationszyklus im Auerteich III, 1915—16.



wir dann eine weitere Zunahme, so daß wir es jetzt mit langstachligen und typischen *divergens*-Formen zu tun haben. Gegen den Juli findet nun weitere Addition statt, so daß uns in diesen Verhältnissen die längste und ausgesprochenste Additionsreihe, die ich beobachten konnte, gegeben ist. Im August findet dann wie gewöhnlich offenbar unter den jetzt infolge der starken Wassererwärmung eintretenden ungünstigen Lebensbedingungen eine geringe Reduktion statt, die jedoch durch eine neuerliche geringe Zunahme bis in den September aufgehoben wird. Nun aber machen sich die langen Generationsfolgen trotz der unstreitig günstigen Milieubedingungen endgültig geltend, und es findet nun

zuerst ganz langsam (Oktober), dann etwas rascher (November) die Reduktion statt; aber selbst noch im Februar haben wir relativ gar nicht stark reduzierte Formen vor uns. Die neben der mittelstachligen im November vorkommende kurzstachlige Form bleibt in ihrer Abstammung dunkel; es ist vielleicht möglich, daß einzelne Generationsreihen etwas schneller, vielleicht durch besondere innere Verhältnisse degenerieren. Sicher ist, daß die kurzstachligen im Februar als deren Descendenten anzusehen sind.

Diese Reduktionsreihe vom Sommer bis zum Winter zeigt nun auch sehr schön die mit der Stachelverkürzung einhergehende Verminderung der Heterospinie und der verschiedenen Krümmung der rechten und linken Hinterdornen. Letztere verschwindet meist zuerst in ihrer starken Ausbildung, erstere erhält sich meist noch allerdings minder deutlich bei mittelstachligen, um erst bei *brevispina* vollkommen zu verschwinden. Das können wir gemäß später zu erörternder Verhältnisse gut verstehen, die Stachelgestalt und Richtung hängt lediglich von den mit verschiedener Stachellänge verschiedenen Bedingungen bei der Rotation um die Achse bei der Fortbewegung der Tiere zusammen, indem der Wasserdruck auf die bei jungen Exemplaren noch weichen Stacheln im Sinne eines richtunggebenden Faktors wirkt. Die Heterospinie aber hat offenbar ihren tieferen Grund in der erblich schlechteren Ausbildung des linken Hinterdorns bei *Anuraea-aculeata* überhaupt, einer gewissen Verkümmerung, die schon bei *divergens* einsetzt und bei manchen Rassen zu typischen *Valga*-Bildungen führt. Darüber wird später noch die Rede sein.

VI. Materleitnerteich. (Fig. 57—64).

Hier handelt es sich um ein Gewässer, das bezüglich seiner Beschaffenheit eine gewisse Sonderstellung einnimmt. Es ist ein Teich, der viel seichter (nur $^1/_2$—1 m tief) und auch beträchtlich kleiner ist als die im Vorhergehenden besprochenen Gewässer. Offenbar gibt er den Planktozoen minder günstige Lebensbedingungen, denn wir finden zwar denselben Typus der *Anur. aculeata*, aber in etwas geringerer Größe vor.

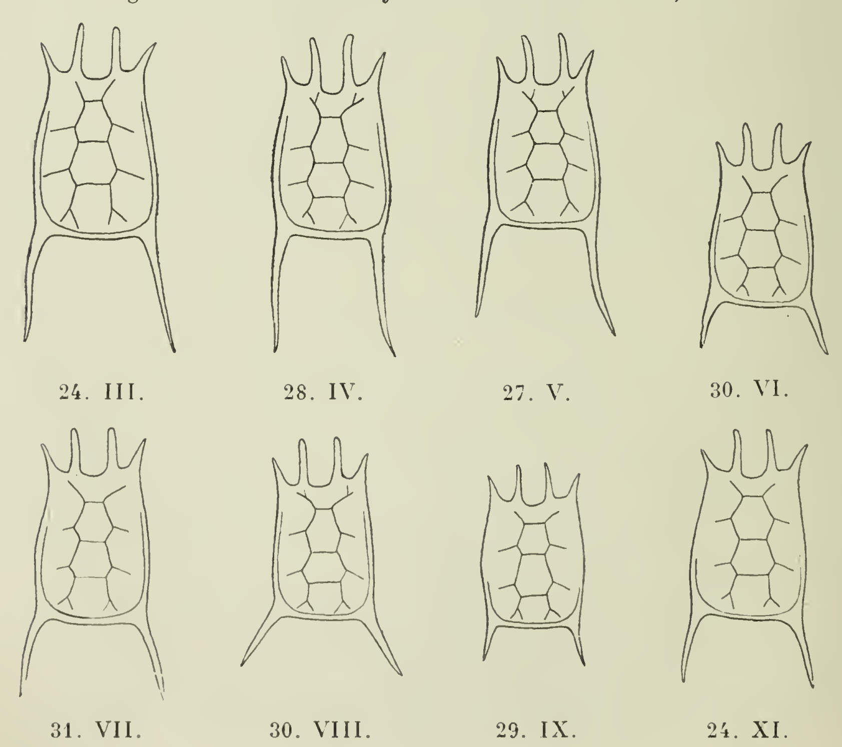
Im März kommen die ziemlich langstachligen Exemplare aus den Latenzeiern und gegen den April finden wir zunächst eine geringe Vergrößerung, dann setzt jedoch die Reduktionsreihe unaufhaltsam ein und sie geht nun mit einer Ausnahme im Juni un-

Variationszyklus im Materleitnerteich, 1912.

Fangdatum	Gesamtlänge	Länge	Breite	Mediandornen	Submediandornen	Hinterdornen	Breite relativ	Mediandornen relativ	Submediandornen relativ	Hinterdornen relativ	Frequenz
24. III.	54	40	32	14	8.8	30	80	35	22	75	
28. IV.	53.6	38	30.6	15.6	9.0	32	79.5	40.5	23.4	83.2	
27. V.	50	37	29	13	8	28	78.3	35.1	21.6	75.6	selten
30. VI.	48.5	36	26.5	12.5	7.5	14	71.5	33.7	20.2	37.8	verstreut
31. VII.	50	37	29	13	8.3	22	78.3	35.1	22.4	59.4	verstreut
30. VIII.	47.8	34.4	27.5	13.4	8.6	18	79.7	38.8	24.9	52.2	vereinzelt
29. IX.	45.3	33.3	26	12	7.0	11	78	36	21.0	33	verstreut
24. XI.	51	38	30	13	7.3	18	78	33.8	18.9	46.8	zahlreich

unterbrochen bis zum September. Besonders interessant ist nun aber gerade diese Unterbrechung im Juni bezw. Juli, da sie im Vergleich mit den Verhältnissen im September gut den Unterschied von Exemplaren, die durch äußere und solchen, die durch die normale innere Reduktion verkleinert wurden, veranschaulichen. Die bedeutendere Abnahme der Hinterdornen im Juni, auf die dann

Fig. 57—64. Variationszyklus im Materleitnerteich, 1912.



24. III. 28. IV. 27. V. 30. VI.

31. VII. 30. VIII. 29. IX. 24. XI.

eine neuerliche Zunahme erfolgt, ist jedenfalls auf ungünstige äußere Verhältnisse zurückzuführen und es handelt sich also in der Juniform um eine nicht so sehr durch den inneren Reduktionsvorgang, als vielmehr durch äußere Verhältnisse sekundär veränderte Form. Eine durch innere Faktoren in normaler Weise reduzierte Form sehen wir dagegen im September, diese stellt wirklich eine dem Endpunkt des Zyklus nahestehende Form dar. Vergleichen wir nun beide Formen miteinander, so finden wir, daß bei ziemlich gleicher Hinterdornenlänge, die eben wie gesagt verschiedenen Faktoren in beiden Fällen ihre Entstehung verdankt, doch der Gesamthabitus ein durchaus anderer ist. Die Juniform hat das für *aculeata typica* charakteristische Vorderende mit den massigen und ventralwärts gekrümmten Mediandornen, außerdem sind ihre Hinterdornen bei gleicher Länge kräftiger als die der Septemberform. Die Juniform stellt also habituell mit Ausnahme der Hinterdornlänge eine typische mittelstachlige *Anur. aculeata* dar. Die Form vom September dagegen repräsentiert eine typische *brevispina*, die als Endpunkt einer gewöhnlichen Reduktionsreihe demnach auftritt. Wir sehen demnach, daß ungünstiger Einfluß äußerer Faktoren, mag er immerhin die innere Reduktion beschleunigen helfen, dennoch für sich allein den Habitus einer Form nicht zu verändern vermag, indem die für die betreffende Generation typische Gestalt, die insbesondere durch das Aussehen der Vorderdornen charakterisiert wird, nicht verändert werden kann. Auch die Dicke der einzelnen Dornen bleibt im ganzen unverändert, die Reduktion jedoch im Sinne einer aus inneren Ursachen im Laufe des Generationszyklus mit Notwendigkeit eintretenden Umwandlung der Formen äußert sich zunächst, wie wir schon früher sahen, auch in einer Verkürzung der besonders leicht beeinflußbaren Hinterdornen, verändert aber bald auch das charakteristische Aussehen und prägt so typisch unterschiedene Varietäten. Die Vorderdornen werden gerade gestreckt und erscheinen demnach spitz zulaufend, und auch der Panzer hat eine etwas andere Gestalt. Demnach sehen wir in Übereinstimmung mit diesen Befunden, daß auch im Laufe einer Additionsreihe, die zwar bei dem von mir so genannten *Valga*-Zyklus auf inneren Faktoren, nicht aber bei der gewöhnlichen *aculeata*, wo sie immer milieubedingt ist, darauf beruhen kann, niemals

eine Umprägung der Gesamtform, des Habitus erfolgt. Immer ist es im wesentlichen bloß die Größe und die Länge der Hinterdornen, die vermehrt werden kann, niemals haben wir die Umwandlung einer *brevispina* in eine *typica* beobachten können. Dieser habituelle Unterschied besteht aber nicht zwischen *typica* und *divergens*, die sich nur durch die Länge der Hinterdornen — wenigstens in meinem Beobachtungsgebiet — unterscheiden. Demnach finden wir auch, daß eine Umwandlung von *typica* in *divergens* durch die Verlängerung der Hinterdornen bedingt durch äußere Verhältnisse stattfinden kann.

Der gesamte Unterschied der Reduktion aus inneren und äußeren Ursachen[1]) läuft nun darauf hinaus, daß durch erstere die Gesamtkonstitution, das innerste Wesen der Tiere durch physiologische Degeneration infolge der Parthenogenese verändert und demnach das habituelle Gesamtaussehen tiefgreifend verändert wird, durch letztere hingegen nur die ohnehin sehr labilen und leicht beeinflußbaren Hinterdornen und die Gesamtgröße — Charaktere, welche, wie wir früher schon sahen, eben wegen ihrer leichten Beeinflußbarkeit auch durch den inneren Reduktionsvorgang zuerst beeinflußt werden. Also auch hier zunächst nur gradueller, kein essentieller, nichtsdestoweniger charakteristischer Unterschied.

D. Anuraea aculeata-valga (Fig. 65—71).

Alle vorhin besprochenen *Anuraea* waren relativ langstachlige und große Formen, bei denen deutliche und ausgeprägte zyklische Variation festgestellt werden konnte. Diese langstachligeren eigentlichen *aculeata*-Formen, die natürlich im Reduktionszyklus auch sekundär kurzstachlig werden können, sind nun fast ausnahmslos nicht nur in Teichen, sondern auch Tümpeln meines Untersuchungsgebietes (nähere und weitere Umgebung von Graz) zu finden, allerdings handelt es sich bei *aculeata* vorwiegend um eine Bewohnerin größerer Gewässer, in kleinen kommt sie nur vereinzelt und spärlich vor. Durch einen andersartigen Typus als bisher ist das jetzt zu besprechende Gewässer — ich will es Ladenwirttümpel nennen — charakterisiert. Es ist eine eigent-

[1]) Wirken ungünstige Bedingungen länger ein, so kann dadurch, daß sie die ohnehin vorhandene innere Reduktion verstärken, leicht der Eindruck entstehen, als ob die dann erfolgende Änderung den äußeren Faktoren zuzuschreiben wäre.

lich schon zu dem von mir so bezeichneten *Valga*-Zyklus gehörige Form, die jedoch in Anbetracht gewisser Unterschiede noch vor der eigentlichen Besprechung jenes Zyklus besprochen werden soll. Das Gewässer, in dem diese interessante Form sich findet, ist ein etwa 2 m tiefer, mit steilen Bretterwänden eingefaßter, etwa 4 qm Oberfläche messender Tümpel mitten im Wald. Er liegt an einer sehr dunklen und kühlen Stelle, besitzt daher auch im Sommer eine ziemlich niedere Temperatur. In ihm gedeihen keine Wasserpflanzen, und sein schwärzliches, manchmal etwas oligosaprob riechendes Wasser wird nur von Moospolstern eingefaßt. Obwohl ich dieses Gewässer von April bis November untersuchte, konnte doch nur eine sehr geringe Variationsbreite festgestellt werden. Es handelt sich um eine stachellose, kleine *curvicornis*, die in eine kleine und sehr kurzstachelige *brevispina* mit Zwischenschaltung einer *valga monospina* übergeht. Die hier gefundenen Formen erweisen sich jedoch in mancher Hinsicht als charakteristisch.[1]) Einmal ist die dorsale Plattenskulptur außerordentlich zart und meist besonders in den hinteren Partien fast nicht erkennbar. Wir hätten hier die extreme Ausbildung einer Rückbildung, die auch im Laufe der Reduktion der langstachligen *aculeata* zu stachellosen oder kurzstachligen Formen allerdings viel weniger weitgehend erfolgt. Unsere Formen stimmen fast vollkommen in der Gestalt mit denen überein, die v. Hofsten in seiner Arbeit abbildet. Er unterscheidet dort eine typische *brevispina (testudo)* mit geraden und spitzen Mediandornen. Damit stimmt unsere *brevispina* vollkommen überein (siehe Abbild.). Nach v. Hofsten finden sich dann alle Übergänge zwischen *brevispina* und *curvicornis*, indem die verschiedensten Kombinationen in der Rückbildung und Krümmung der Hinterdornen bezw. Vorderdornen auftreten. Es finden sich auf den Abbildungen dieses Autors Tiere mit nur einem Stachel (es fehlt bemerkenswerterweise der rechte!), also mit Annäherung an *curvicornis*, aber mit für *brevispina* charakteristischen geraden Mediandornen. Andererseits finden sich Formen mit für *curvicornis* typisch geformten

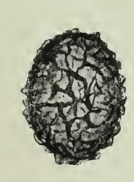


Fig. 65.
Latenzei.

[1]) Dauereier konnten in einigen Exemplaren nur einmal im Juni beobachtet werden. Es handelt sich um einen ganz entgegengesetzten Typus, wie bei den meisten früheren Formen. Sie sind nämlich (Fig. 65) stark skulpturiert und mit Höckern versehen, verhalten sich also ähnlich wie Dieffenbachs Latenzeier.

Mediandornen, aber mit noch beiden Hinterdornen usw. In unserem Fall konnte ich überhaupt keine typische *curvicornis* nachweisen, alle zeigten trotz Fehlens der Hinterdornen das für *brevispina* charakteristische geradstachlige Vorderende. Demnach haben wir es wohl mit *curvicornis f. Brehmi* KLAUSENER zu tun. Es muß noch bemerkt werden, daß der Unterschied in der Länge der Median- und Submediandornen, der schon bei *brevispina* nur gering ist, bei *curvicornis f. Brehmi* in unserem Falle noch geringer ist, so daß er bisweilen fast verschwinden kann. Eine Vervollständigung der Charakterisierung der Form gibt die Lateralansicht (siehe Fig. 71). Zwischen *curvicornis f. Brehmi* und *brevispina* konnte ich bezüglich der Hinterdornen alle Übergänge beobachten. Oft findet man nur einen Hinterdorn (es fehlt i m m e r der linke), dann ist wieder der linke nur als ganz kleiner Vorsprung zu erkennen usw. In meinen Fangproben war jedoch diese *valga*-Form nicht sehr häufig und trat gegen *curvicornis* und *brevispina* meist stark an Zahl zurück.

Das Verhältnis der einzelnen Formen ist in den einzelnen Monaten einem gesetzmäßigen Wechsel unterworfen, der für ein Übergehen der einen Form in die andere spricht. Wir finden nämlich ungefähr:

Mai	*curvicornis*: *brevispina*	= 4: 1
Juni	„ : „	= 2: 1
September	„ : „	= 1: 2,5

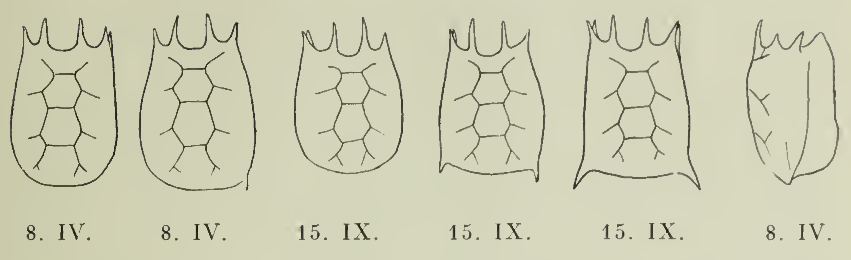
Im November finden wir dann wieder ein Prävalieren der *curvicornis*.

Außerdem finden wir eine Größenabnahme beider Formen, auch wenn wir sie getrennt betrachten.

	Curvicornis		*brevispina*	
	Länge	Breite	Länge	Breite
April	125 μ	73 μ	125 μ	79 μ
Juni	111 μ	68 μ	116 μ	72 μ
Juli	107 μ	65 μ	110 μ	63 μ
September	103 μ	65 μ	111 μ	69 μ

Die Stachellänge ist, wenn wir *curvicornis* von den einzelnen Monaten vergleichen, keiner deutlichen Variation ausgesetzt. Während der ganzen Untersuchungszeit konnten mit einer Ausnahme von Latenzeiern nur parthenogenetische Eier beobachtet werden.

Fig. 66—71. Varationskreis *Anur. acul. brevispina-curvicornis-valga.* Fig. 71 genaue Lateralansicht.



Außer der Größenabnahme, die offenbar teilweise auf Generations-, teilweise auf äußere Einflüsse zurückzuführen ist, konnten noch Unterschiede in der Felderung des dorsalen Panzers beobachtet werden. Ein Vergleich der Figuren zeigt, daß die Felderung im Herbst bedeutend engmaschiger und kleiner ist als etwa im April. Fig. 70 zeigt endlich noch ein besonders langstachliges Exemplar mit starker Spreizung der Hinterdornen. Der Variationszyklus, so unbedeutend er ist, wäre also etwa so aufzufassen. Die stachellosen *curvicornis f. Brehmi*-Exemplare des Frühjahrs gehen langsam zuerst in rechtsstachlige, dann in ganz kurz beiderstachlige *brevispina* über, die schließlich im September die dominierende Form ist. Es findet also offenbar eine Umwandlung der *curvicornis* über einstachlige (also *valga-monospina*) Formen in die kurzstachlige *brevispina* statt, wobei jedoch nebenbei noch immer *curvicornis* in geringer Anzahl bestehen bleibt. Der Variationszyklus verläuft also sehr langsam und die Umwandlung vollzieht sich zunächst nur teilweise und wird auch wohl nie eine vollkommene. Die stachellosen Formen des Frühjahrs aber stammen offenbar aus Latenzeiern, das wird um so wahrscheinlicher, als der Gang der parthenogenetischen Variationsreihe von der stachellosen zur stacheltragenden Form führt. Auffallend ist nun aber das erneute starke Dominieren der *curvicornis* im November und zwar ganz unvermittelt, allerdings ist auch da die Gesamtfrequenz gering, im September war sie groß. Ist nun hier eine tatsächliche Umwandlung der stacheltragenden Form in die stachellose eingetreten? In Analogie mit den früher beobachteten Reduktionsreihen von *aculeata* erscheint das nicht unwahrscheinlich. Jedoch müssen wir annehmen, daß die stachellose Frühjahrsform aus Dauereiern hervorging, denn die Annahme, daß stacheltragende sexuell erzeugt wurden, erscheint

unannehmbar, wir müßten dann nämlich bis zum Frühjahr eine Reduktion der stacheltragenden zu stachellosen, dann aber im selben parthenogenetischen Zyklus daran anschließend eine Additionsreihe in umgekehrtem Sinne annehmen, was mit dem allgemeinen Verlauf der Variationszyklen von *Anuraea* unvereinbar ist. Wenn wir nun im selben parthenogenetischen Zyklus nicht eine ganz regelmäßig verlaufende, durchgreifende Variation zuerst im Sinne einer Additions-, dann daran anschließend im Sinne einer Reduktionsreihe annehmen dürfen, so müssen wir auch annehmen, daß die stachellosen Tiere des November aus Latenzeiern hervorgegangen sind und nicht parthenogenetisch von den stacheltragenden des September abstammen. Das wird auch wahrscheinlich, wenn wir die geringe Frequenz im November im Vergleich zum September bedenken, offenbar beginnt erst der neue Zyklus aus den Latenzeiern. Demnach hätten wir also:

Latenzei ⟶ *curvicornis* ⟶ *valga monospina* ⟶ *brevispina* ⟶ Latenzei.

Wenn wir aber auch von der sexuellen Fortpflanzung und der dadurch erzeugten Type absehen, welche Aufstellung man eventuell bezweifeln kann, obwohl sie m. W. nach sicher begründet ist,[1]) so finden wir doch, daß hier eine innerlich fixierte Variationsreihe, die von stachellosen zu kurzstachligen Formen führt, vorliegt. Obwohl das in Anbetracht der sonst bei *Anuraea aculeata* herrschenden Reduktionsreihen befremdlich erscheinen mag, so werden wir später einen ganz einwandfreien Beweis für das tatsächliche Bestehen einer Additionsreihe aus inneren Ursachen erbringen können. Wir haben es hier offenbar mit einem erblich ganz anders charakterisierten Variationskreis zu tun.[2]) Die s e x u e l l erzeugte Form

[1]) Es muß hervorgehoben werden, daß Additionsreihen von *curvicornis* zu *valga mono-* und *heterospina* auch von Klausener beobachtet wurden. Demnach stehen meine Beobachtungen nicht vereinzelt da.

[2]) Es muß bemerkt werden, daß die Additionsreihe hier keinesfalls durch äußere Faktoren erklärt werden kann, denn wenn wir auch davon absehen, daß überhaupt niemals eine *curvicornis* des gewöhnlichen Zyklus in eine *brevispina* umgewandelt werden kann, so sind hier die Lebensbedingungen so ungünstig, daß durch dieselben sogar eine Körpergrößen r e d u k t i o n bewirkt wird. Ja, wie später noch gezeigt werden wird, wäre offenbar unter günstigen Bedingungen die Additionsreihe zu weit langstachligeren Formen vorgeschritten, so daß also in unserem Falle durch die äußeren Bedingungen nur eine Hemmung keinesfalls aber Bewirkung der Addition resultierte.

ist hier stachellos, bei *aculeata* (wie wir den früher besprochenen Variationskreis kurz bezeichnen) aber ist es eine mittel- oder langstachlige Form. Der eine Variationskreis führt aus inneren Ursachen zu stacheltragenden, der andere zu kurzstachligen oder sogar stachellosen. Außerdem finden wir im ersteren Zyklus noch eine einstachlige Form, die zwar auch beim anderen Zyklus vorkommen kann, aber dort das Resultat einer Degeneration in einer extremen Reduktionsreihe ist, während sie hier das Resultat einer Additionsreihe darstellt. In Beziehung zu später noch mitzuteilenden Befunden glaube ich nun, daß in vorliegendem Tümpel überhaupt nur durch die ungünstigen äußeren Bedingungen — die jedenfalls vorhanden sind, wofür auch die geringe Gesamtgröße der Formen spricht — eine stärkere Ausbildung der Hinterdornen sowie eine größere Körperlänge verhindert worden ist. Wir hätten demnach hier einen Zyklus vor uns, der unter günstigen, in den meisten Gewässern realisierten Bedingungen weit langstachligere *valga monospina* und *brevispina* hervorgebracht hätte, wie wir das in späteren Fällen sehen werden. Dort haben allerdings äußere Faktoren eine besonders starke Ausbildung der Hinterdornen bewirkt im Vereine mit dem inneren Variationszyklus, ebenso wie hier äußere Einflüsse der Umgebung im Vereine mit vielleicht einer erblichen geringeren Ausbildung der Hinterdornen, die allerdings auch als ursprünglich milieubedingt anzusehen wäre, den erblichen Additionsgang behindern.

Jedenfalls steht fest, daß die gesamte *Anuraea aculeata*-Art in zwei Abteilungen eingeteilt werden muß, die beide variationsstatistisch und erblich verschieden durch äußere Faktoren sowohl nach plus als nach minus beeinflußt werden können, wodurch teilweise sogar erbliche Fixierung der Gesamtgröße und Hinterdornlänge und dadurch Bildung von Lokalvarietäten bewirkt werden kann. Der grundlegende Verlauf der Variation, in einem Falle eine Additions-, im anderen Falle eine Reduktionsreihe, kann jedoch durch äußere Faktoren nur behindert, niemals aufgehoben oder ins Gegenteil verkehrt werden.

Diese Verhältnisse soll nachstehende Übersicht noch deutlicher machen.

Die Reduktionsreihe beginnt mit sexuell erzeugten langstachligen Formen und führt zu kurzstachligen Formen (ich bezeichne sie als „*aculeata*“ schlechthin).

Die Additionsreihe beginnt mit den sexuell erzeugten *curvicornis* und geht über die *valga mono-* und *heterospina*[1]) zu fast gleichstachligen, ziemlich langdornigen *aculeata*-Formen über. Diese in diesem Zyklus unter allen Umständen und daher typisch auftretende *valga* möchte ich als *valga* schlechthin im variationsstatistisch-physiologischen und, wie später noch gezeigt werden soll, auch morphologischen Sinne bezeichnen. (Diesen Zyklus bezeichne ich als „*valga*-Zyklus" schlechthin.) Von all diesen Verhältnissen soll im folgenden Abschnitte noch genauer die Rede sein.

E. Anuraea valga,

nebst Bemerkungen über Additions- und Reduktionszyklus und über den gestaltenden Einfluß des Wassers bei der Bewegung auf die Panzerstacheln und den Bewegungsmechanismus.

Diese Form ist vor allem deshalb interessant, als hier die Stachelreduktion einen Hinterdorn betrifft. Welcher von beiden es ist, darüber existieren in der Literatur verschiedene Angaben. Während Levander, Apstein, Langhans und die Mehrzahl der Autoren ausschließlich Reduktion des linken Hinterdornes beobachten, findet Klausener, daß ein Gewässer nur Reduktion des linken, ein anderes nur des rechten Hinterdornes und zwar konstant und typisch zeigt. Rechtsseitige Verkürzung findet auch Daday, Voigt und Weber. Das Hauptproblem, das uns die Variation und überhaupt der Charakter der *Valga* bietet, ist jedenfalls, wieso gerade einer der Hinterdornen schlechter ausgebildet wird und auch im Laufe der Temporalvariation sich in seiner Größendimension anders verhält. Es fragt sich auch, in welcher Beziehung der Variationskreis von *valga* zum Variationszyklus der typischen *aculeata* steht.

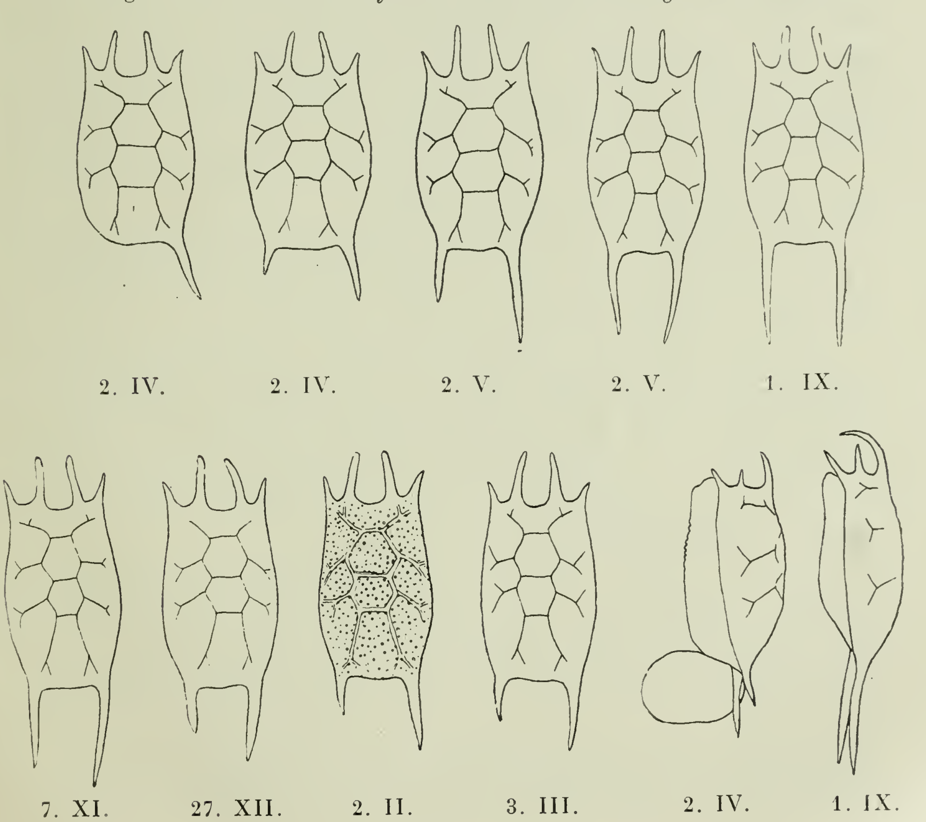
Die von mir untersuchte Form ist durch manche Eigenschaften scharf von den gewöhnlichen *aculeata*-Formen unterschieden. Außerdem, und das ist für uns besonders wesentlich, ist die Heterospinie in diesem Variationszyklus nicht nur auf wenige Endstadien der Reduktionsreihe beschränkt, wie das Krätzschmar feststellt, sondern es handelt sich um eine Formenreihe, die in fast allen Gliedern durch verschieden stark ausgebildete, nichtsdestoweniger aber immer deutliche Heterospinie charakterisiert ist, so daß also

[1]) Siehe die Arbeit Klauseners und meine späteren Ausführungen.

dieser Zyklus zweckmäßigerweise als *valga*-Zyklus bezeichnet wird. Während im Variationszyklus der gewöhnlichen *aculeata* die *valga*-Form gewissermaßen nur als zufälliges Endprodukt der Reduktionsreihe auftritt, das auch, wie meine Beobachtungen lehren, meist fehlen kann, ist in dem jetzt zu besprechenden Zyklus die *valga*-Form die typisch und charakteristisch dem Gesamtzyklus zu Grunde liegende Form.

Da wir für unsere späteren Erörterungen noch die Kenntnis der Lebensbedingungen dieses Variationszyklus benötigen werden, so sei hier auf die lokalen Verhältnisse noch kurz eingegangen. In dem von mir eingehend untersuchten großen Gewässerareal um Graz konnte ich die typische Ausbildung der *valga*-Charaktere nur in wenigen topographisch und biologisch zusammengehörigen Gewässern beobachten. Und zwar kommen einige kleine Tümpel, wie sie zur Viehtränke auf trockenen Höhenrücken zum Sammeln von Regen- und Sickerwasser benutzt werden, in Betracht. Der

Fig. 72—82. Variationszyklus *Anuraea aculeata-valga* 1915—1916.



Boden ist Lehmgrund, der Tümpel, in dem diese Beobachtungen gemacht wurden, hat sonnige Lage und keine Wasserpflanzenvegetation. Charakteristisch für alle diese Tümpel ist das massenhafte Vorkommen von typischen *Daphnia pulex var. obtusa,*[1]) die sich anderswo nur sehr selten findet. Der ganze Charakter dieser Tümpel, einschließlich dessen, an dem diese Beobachtungen gemacht wurden, läßt die Lebensbedingungen als minder günstig und hinsichtlich anderer Gewässergruppen als sehr eigenartig und charakteristisch erscheinen. Denn auch *Daphnia obtusa* muß nach meinen Erfahrungen als bedingt durch ungünstige Bedingungen angesehen werden. Lehmboden, Wasserpflanzen- und damit Sauerstoffmangel, starke Besonnung und Erwärmung und geringe Wassermenge, die dem Regen ihr Dasein verdankt, scheinen mir die biologische Eigenart dieser Tümpel in jeder Beziehung hin treffend zu charakterisieren, sie erinnern in dieser Beziehung an Almtümpel, wie überhaupt der trockene Höhenrücken auch in der Vegetation an diese Verhältnisse erinnert. Im Zusammenhang damit steht auch, daß der interessante, von mir für die Umgebung von Graz nachgewiesene *Diaptomus tatricus* Wierz. hier, sowie auch an anderen Orten ausschließlich unter oben gekennzeichneten Bedingungen vorzukommen scheint.[2])

Ich glaube nun, daß die hier vorkommende *valga*-Form durch diese Milieuverhältnisse kausal bedingt ist.

Untersuchen wir nun, wie der Variationszyklus dieser Form im untersuchten Tümpel abläuft, wobei die Figuren und Tabellen eine kurze Übersicht bieten sollen (Fig. 72—82).

2. April 1915. Neben Exemplaren, die nur den rechten Hinterdorn besitzen, finden sich alle Übergänge zu solchen mit beiderseitigen, aber sehr verschieden langen Hinterdornen. Der Dorsalpanzer ist deutlich granuliert, der Ventralpanzer an der Vorderseite mit einigen feinen Stachelchen versehen. Parthenogenese. Wassertemperatur 7,5 ° C.

2. Mai 1915. Fast alle Exemplare mit zwei stark entwickelten Hinterdornen. Die Heterospinie ist viel weniger groß als im April, ja sie kann in manchen Fällen minimal werden. Die Felderung des Dorsalpanzers, die im April sehr deutlich ausgeprägt

[1]) Vergl. diesbezüglich meine Arbeit über die Cladocerenfauna der Umgebung von Graz.

[2]) Siehe meine Arbeit über *Diapt. tatric.* Zool. Anz. 1915.

war, ist nun viel geringer deutlich, auch die dorsale und ventrale Panzergranulierung ist schwächer ausgebildet. Parthenogenese. Wassertemperatur 19° C.

3. Juni 1915. Es wurden nur sehr selten Exemplare mit kaum merklicher Heterospinie und ziemlich langen Hinterdornen gefunden.

Im Juli und August konnten keine Exemplare mehr gefunden werden.

1. September 1915. Tiere noch langstachliger als im Mai, Heterospinie meist nur angedeutet. Panzer zart und sehr durchsichtig, da die Granulierung gering ist. Dorsalpanzerfelderung undeutlich erkennbar.[1]) Parthenogenese. Wassertemperatur 17° C.

7. Oktober 1915. Im ganzen mit der Septemberform übereinstimmend, jedoch etwas weniger langstachlig und mit deutlicherer Heterospinie. Panzerfelderung deutlicher erkennbar. Parthenogenese. Wassertemperatur 10° C.

7. November 1915. Noch kurzstachliger und mit deutlicher Heterospinie. Panzergranulierung und Felderung deutlich und stark ausgeprägt. Parthenogenese. Wassertemperatur 7,5° C.

27. Dezember 1915. Vorkommen nur sehr selten. Heterospinie stark und Stacheln viel kürzer, aber dick und massig entwickelt. Parthenogenese.

2. Februar 1916. Heterospinie noch stärker ausgeprägt, besonders die Länge des linken Hinterdornes stark abgenommen. Dorsalpanzer sehr stark mit kleinen Höckerchen besetzt, so daß die Form ein stacheliges Aussehen gewinnt. Ventralpanzer stark mit spitzen Höckern besetzt. Parthenogenese.

3. März 1916. Exemplare vom selben Aussehen wie im Februar, jedoch Stachelreduktion etwas weiter vorgeschritten. Lebhafte Parthenogenese.

Bevor wir an die zusammenfassende Darstellung dieses Variationszyklus gehen, seien noch die tabellarische und Kurvenzusammenstellung gegeben.

---

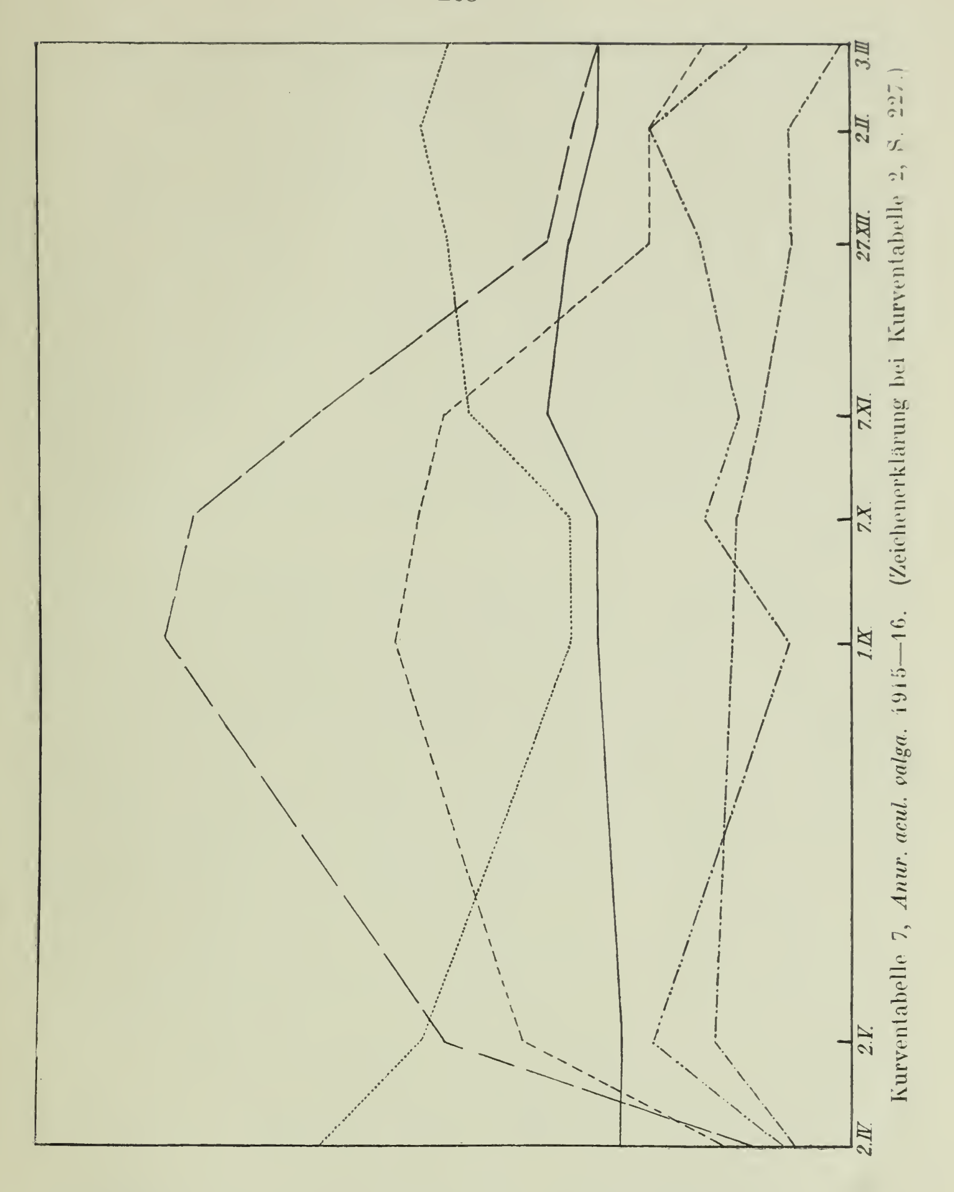
[1]) Das kommt daher, daß die Granulierung der Felder gering ist. Ist diese stark ausgebildet, so treten die Felderungen als helle, breite Striche deutlich hervor und sind eben nur deshalb erkennbar.

Variationszyklus von *Anuraea valga* 1915—16.

Fang-datum	Panzer-länge	Breite	Median-dornen	Submedian-dornen	Hinter-dornen		Breite relativ	Median-dornen relativ	Submedian-dornen relativ	Hinter-dornen relativ		Fang-datum
					links	rechts				links	rechts	
12. IV. 15	44	31	12	6.7	4	16	72	27.6	15.4	9.2	36.8	vereinzelt
2. V. 15	44	33	14.3	8	16	24	75.9	32.8	18.4	36.8	55.2	verstreut
21. IX. 15	45	31	12.5	7.5	27	29	68.2	27.5	17.6	57.2	63.8	selten
7. X. 15	45	31	14	8	26	28	68.2	30.8	17.6	57.2	61.6	vereinzelt
7. XI. 15	47	30	14	8	21	27	63	29.4	16.8	44.1	56.7	verstreut
7.XII 15	46	30	14	7	12	19	66	30.8	15.4	26.4	41.8	selten
2. II. 16	45	30	15	7	11	19	66	33	15.4	24.2	41.8	selten
3. III. 16	45	30	13.2	6	10	17	66	29	13.2	22.0	37.4	vereinzelt

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die einstachligen Tiere des April die ursprünglichere Form darsteller, aus der sich die zweistachlige heterospine Form des Mai und endlich eine fast homospine (gleichstachlige) Form entwickelt. Im Juli und August war dann keine *valga* mehr anzutreffen. In Anbetracht des Umstandes, daß wir auch in einigen früher besprochenen Teichen in einigen Monaten keine Tiere nachweisen konnten, dennoch aber, weil bald darauf stark reduzierte Formen, die nur parthenogenetisch erzeugt sein konnten, sich fanden, solche, wenn auch nur in minimaler Quantität vorhanden gewesen sein mußten, — in Anbetracht dieses Umstandes nun glaube ich auch in unserem Falle annehmen zu dürfen, daß die Art auch im Juli und August vorhanden war, und daß demnach die Septembertiere direkte, parthenogenetisch erzeugte Descendenten der Mai- und Junitiere sind. Das wird auch dadurch bestätigt, daß einmal Latenzeibildung nicht beobachtet werden konnte, und andererseits auch in den anderen Monaten die Form nur vereinzelt zu finden ist, so daß also ein besonders seltenes Vorkommen, wie es gerade im Sommer bei *Anuraea aculeata* und ihren Varietäten auftritt, leicht infolge zu geringen Fangmaterials übersehen werden kann. Im übrigen liegt auch die Septemberform in der geraden Fortsetzung der Variation, die von den April- zu den Maitieren stattgefunden hatte: nämlich einer progressiven Verminderung der Heterospinie und Zunahme der Hinterdornlänge.

Zusammenfassend können wir folgenden Variationsgang vom ersten Frühjahr bis in den Sommer feststellen. Aus einer einstachligen Form entwickelt sich im Laufe vieler Über-



Kurventabelle 7, *Anur. acul. valga.* 1915—16. (Zeichenerklärung bei Kurventabelle 2, S. 227.)

gangsformen eine stark heterospine, zweistachlige, diese geht hierauf in eine noch etwas längerstachlige, minder heterospine über, die endlich immer mehr in eine fast gar nicht mehr heterospine sich verwandelt (Juni, September). Auch die Vorderdornen zeigen deutliche Variation. In der Lateralansicht zeigt sich nämlich, daß die Länge und Krümmung der Mediandornen im April gering ist, parallel mit den Wachstumsprozessen der Hinterdornen wachsen sie jedoch und beginnen sich stärker zu krümmen, um endlich

gleichzeitig mit dem Maximum der Hinterdornenausbildung den Höhepunkt der Länge und Ventralkrümmung zu erreichen. Demgemäß erscheinen sie in Dorsalansicht im April mehr spitz, im Mai bis September und auch weiterhin mehr abgerundet. Gegen den Winter 1916 findet dann eine rückschreitende Variation statt, so daß wir im März 1916 Tiere antreffen, die wieder an die Frühjahrsformen von 1915 erinnern. In der Lateralansicht zeigt sich auch, daß die kurzstachligen, extremen *valga*-Formen eine plumpere und dickere Gestalt aufweisen als die langstachligeren Tiere des Spätfrühjahrs bis Herbst. Es liegt hier ein ganz analoger Parallelismus vor, wie wir ihn schon bei den Variationszyklen der früher besprochenen *aculeata*-Reihe besprochen haben. Es scheint hier eine allgemeine und durchgreifende Parallelerscheinung vorzuliegen.

Auch die Panzerstruktur zeigt eine gewisse Variation, die analog verläuft. Es zeigt sich nämlich, daß die hinteren Höckerchen am Dorsalpanzer und die Höckerchen in der Mitte des vorderen Teiles des Ventralpanzers besonders stark ausgebildet sind bei den kurzstachligen Formen des Winters und ersten Frühjahrs, im Sommer dagegen stark rückgebildet sind. Demgemäß finden wir auch, daß der Panzer der Sommertiere durchsichtig und hell erscheint, der der Wintertiere dagegen dunkel, minder durchsichtig und gekörnt, ja sogar stachelig erscheint. Welche bedeutende Ausbildung diese Höcker, die auch eine beträchtliche Höhe besonders ventral erreichen, erfahren können, versucht Fig. 81 zu zeigen. Da das gefelderte Aussehen der dorsalen Seite des Panzers bei dieser Form weniger durch leistenartiges Vorragen von Chitinverdickungen bedingt ist als durch die dort fehlenden Höckerchen, wodurch diese Felderung gewissermaßen ausgespart erscheint, so ist diese Felderung auch nur im Winter sehr deutlich ausgeprägt, im Sommer ist sie nur schwer erkennbar. Wenn wir uns der früheren Feststellungen bei *aculeata* erinnern, die besagen, daß die Ausbildung der Höckerchen und Felderungen gleichsinnig variieren und zwar am besten bei langstachligen Formen ausgeprägt sind, und wenn wir weiters SACHSES Beobachtung an *Brachionus bakeri* heranziehen, der eine analoge Parallele zwischen Hinterdornenlänge und Ausbildung der Panzerskulptur feststellt, so stellen die Verhältnisse bei *Anuraea valga* einen ganz entgegengesetzten und abweichenden Fall dar. Wir hatten früher die Vermutung geäußert, daß das

Auftreten der Panzerhöcker ein Zeichen hoher Vitalität und konstitutioneller Kräftigkeit sowie günstiger äußerer Bedingungen sei, denn so ist es dann verständlich, daß bei den reduzierten und degenerierten kurzstachligen Formen eine Rückbildung dieser Struktur stattfindet, wie überhaupt der Panzer dieser Formen dann sehr zart, dünn und degeneriert erscheint. In unserem Falle finden wir nun das Gegenteil, und das scheint mir im Vereine mit anderen Verhältnissen den Schluß nahezulegen, daß wir es in den kurzstachligen Formen des Winters keinesfalls mit degenerierten und in diesem Sinne reduzierten Formen zu tun haben. Im Gegenteil, diese Tiere machen im Gegensatz zu den schmalen und zarten Exemplaren des Sommers den Eindruck hoher Kräftigkeit und Vitalität. Wir finden auch nicht, daß mit der Hinterdornenverkürzung und dem stärkeren Hervortreten[1]) der *Valga*-Charaktere eine bedeutendere Verkleinerung der Panzergröße Hand in Hand geht. Alles in allem scheint mir hier also k e i n Reduktionszyklus im Sinne Krätzschmars vorzuliegen. Ich komme später auf diese Verhältnisse noch eingehender zurück.

Eine besondere Beachtung verdienen aber die Verhältnisse der S t e l l u n g d e r H i n t e r d o r n e n und deren Verschiedenheiten, wie sie beim Übergang der monospinen Form in die heterospinen im Frühjahr 1915 stattfinden, da diese Vorgänge ein Licht auf die Bedeutung der Hinterdornen für den Bewegungsmechanismus der *Anuraea* werfen.

Bekanntlich war wohl Woltereck der erste Forscher, der in seiner hochbedeutsamen Arbeit (1913) auf die Bedeutung der Planktoncharaktere und überhaupt der Fortsätze der Planktozoen für die Schwimmbewegung als Steuer und Stabilisierungsorgane bezw. -flächen hingewiesen hat und in mustergültiger Weise die Funktion und Bedeutung dieser Bildungen bei Cladoceren analysiert hat. Am Schlusse seiner Arbeit hat er kurz auf die diesbezüglichen Verhältnisse bei Rotatorien hingewiesen. Er findet u. a., daß nur die starren Panzerfortsätze temporale Variation zeigen, die beweglichen dagegen nicht, da letztere durch die Möglichkeit, die verschiedenste Stellung und dadurch Steuerungsfunktion auszuüben, den extremsten physikalischen Schwimmbedingungen sich anpassen könnten und so eine temporale Variation unnötig machen würden.

---

[1]) Es muß hervorgehoben werden, daß geringes Restieren der Heterospinie auch bei den langstachligsten Formen dieses Zyklus immer beobachtet wird.

Durch meine Feststellungen an *Polyarthra platyptera* ist nun die ausnahmslose Gültigkeit dieser Aufstellung beseitigt, ihre Richtigkeit und ihr heuristischer Wert in vielen Fällen dadurch aber natürlich nicht berührt. Woltereck wertet eben hier die einzelnen Bildungen vorwiegend in finaler Weise und sucht sie als Anpassungen aufzufassen. So ist es dann selbstverständlich, daß man eine Temporalvariation als Anpassungserscheinung nur bei fixen, nicht aber bei beweglichen Fortsätzen annehmen darf. Eine Temporalvariation beweglicher Fortsätze als Anpassungserscheinung kann es zweifellos im allgemeinen und unter Zugrundelegung obiger Betrachtungsweise niemals geben. Aber eine Temporalvariation als unmittelbare primäre und physiologische Reaktion ohne jeden Anpassungscharakter kann es auch bei beweglichen Organen geben, denn diese müssen a priori ebensosehr und vielleicht noch mehr von physiologischen Bedingungen, seien dieselben nun primäre und innerlich bedingte, oder milieubedingte, in ihrer Größe, Ausbildung, Gestalt usw. beeinflußt werden können.

Nach diesen abschweifenden Bemerkungen sei auf unser Thema näher eingegangen. Betrachten wir die Stellung der rechten Hinterdornen bei den monospinen Exemplaren im Vergleich zur Hinterdornstellung bei heterospinen Formen, so sehen wir, daß im ersteren Falle der Dorn stark auswärts gekrümmt ist, in dem Maße aber, als der linke Hinterdorn länger und immer mehr nach hinten gerichtet ist, bis endlich bei den fast ganz homospinen September- und Juni-Formen beide Dornen gerade und parallel nach hinten gerichtet sind. Es muß also offenbar die Stellung der Hinterdornen in gegenseitiger Abhängigkeit stehen. Fassen wir die Hinterdornen als für das Schwimmen und die Bewegung der Tiere wichtige Organe auf, so ergibt sich für deren Bedeutung aus unserem vorliegenden Fall ein gutes Beispiel. Denn es ist natürlich von vorne herein klar, daß zur Erzielung eines bestimmten Schwimmeffektes, wenn nur ein Hinterdorn vorhanden ist, dieser infolge seiner exzentrischen Lage zur Körpermedianlinie eine andere Richtung und Stellung haben muß, als wenn zwei Hinterdornen vorhanden sind, die symmetrisch zur Mittelachse, die zugleich im wesentlichen die Drehungsachse bei der Rotation darstellt, angeordnet sind.[1])

[1]) Es muß hervorgehoben werden, daß vorliegende *valga*-Form ebenso wie

Wir finden, wenn wir die beigegebenen Figuren betrachten, eine innige Abhängigkeit in der Stachelstellung, indem sogar die größere oder geringere Länge des kürzeren linken Hinterdornes auf die Stellung und Krümmungsverhältnisse des rechten einen Einfluß ausübt. Ist nämlich der linke Hinterdorn lang und der Größenunterschied zwischen ihm und dem rechten nur gering (Fig. 74—77), so sind beide Dornen ganz parallel und gerade nach hinten gerichtet. Ist jedoch der linke nur sehr klein, so daß sein Einfluß auf den Ablauf der Ratation und Fortbewegung ganz verschwindend klein im Verhältnis zum großen Dorn ist, so hat der rechte eine ganz andere Stellung: er ist stark auswärts gekrümmt. Ein gleiches Verhalten findet man, wenn der linke ganz fehlt (Fig. 72, 73), nur ist dann die Auswärtskrümmung noch viel stärker ausgeprägt. Auf die Bedeutung dieser Verhältnisse werde ich später noch einzugehen haben. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, daß bei den Exemplaren, bei denen der linke Hinterdorn ganz fehlt, diese Panzerecke auch auffallend abgestützt erscheint, ein Verhalten, das nicht durch das Fehlen des Dornes an und für sich begründet ist, sondern eine tatsächliche Verkümmerung dieses Panzereckes darstellt. Auch das muß für die Lokomotion, wie wir sehen werden, von Bedeutung sein.

Zu erwähnen wäre noch, daß auch die Felderung des Dorsalpanzers eine deutliche Temporalvariation zeigt, dergestalt, daß die Medianplatten bei den kurzstachligen Frühjahr- und Wintertieren viel größer sind als bei den zarten und langstachligen Sommertieren.

Bezüglich der Stellung der Hinterdornen in der Lateralansicht ist es auffällig, daß bei den langstachligen Formen des Sommers keine verschiedene Krümmung und damit Divergenz zu bemerken ist, wie das bei den *divergens*-Formen in den früher besprochenen Gewässern so schön zu sehen ist. Da diese Divergenz in der Lateralansicht offenbar durch den richtunggebenden Druck des Wassers bei der Rotation auf die bei jungen Exemplaren noch weichen Hinterdornen bedingt ist, dieser Druck aber hier infolge der geringen exzentrischen und sehr medianwärts gerückten Lage der Hinterdornen in unserem Falle bei der Rotation nur gering sein kann, so tritt hier diese Erscheinung nicht oder nur in geringem Maße hervor.

---

die Formen des *aculeata*-Zyklus immer eine r e c h t s d r e h e n d e Rotation bei der Vorwärtsbewegung ausführen. Jedoch findet keine einfache Rotation, sondern eine kompliziertere, die kegelmantelähnlich ist, statt.

Wir müssen nun noch genauer der schwierigen Aufgabe näher treten, die Temporalvariation als auch die eigenartige Form selbst, insofern sie eine Varietät darstellt, in ihren Bedingungen näher zu analysieren. Beginnen wir mit dem letzteren Problem.

Anuraea aculeata var. valga wurde von Krätzschmar als Reduktionsform im Zyklus der langstachligen *aculeata* nachgewiesen. Sie ist also hier ein gewissermaßen zufälliges Endprodukt einer degenerativen Reduktionsreihe. Zufällig deshalb, weil in dieser Reduktionsreihe nicht ein Dorn stärker reduziert werden muß als der andere, und so konnte ich in den von mir früher besprochenen Zyklen typische *valga* eigentlich niemals finden. Die Reduktion geht bis zur *brevispina*, in selteneren Fällen direkt bis *curvicornis*, ohne daß *valga* zwischengeschaltet wäre. Aber auch sonst bestehen noch Unterschiede. Die eventuell im Reduktionszyklus von *aculeata* auftretende *valga* ist immer ganz kurzstachlig, und wenn es sich um *valga monospina* handelt, so ist auch der vorhandene Dorn nur eine kleine Spitze: niemals finden sich jedoch so ausgeprägte und langstachlige *Valga*-Formen, wie sie uns hier vorliegen. Aber auch in anderer Beziehung kann man erkennen, daß der vorliegende Zyklus mit den *Valga*-Formen, die gelegentlich als letzte Reduktionsformen im *aculeata*-Zyklus auftreten, nichts zu tun hat. Vorliegende Form charakterisiert sich nämlich außerdem noch durch die besonders im Winter außerordentlich stark auftretende Körnung und Höckerung des Dorsal- und besonders des Ventralpanzers, außerdem durch die Dorsalfelderung und besonders durch die Stellung und Lage der Hinterdornen. Während bei *aculeata* und ihren Varietäten diese ganz am Rande stehen, so weit als möglich voneinander entfernt und meist deutlich divergierend, finden wir die Hinterdornen hier einander stark genähert, parallel und gerade nach hinten gerichtet, es kommt so eine starke Einbuchtung und Verschmälerung des hinteren Panzerrandes zustande. Außerdem ist die Form durch den eigenartigen Variationszyklus, in dem von physiologischer Degeneration nichts zu bemerken ist, und durch die für fast alle Stadien charakteristischen *Valga*-Charaktere scharf gekennzeichnet und von den *valga*-Reduktionsformen des *aculeata*-Zyklus scharf unterschieden. Da auch von anderen Autoren die vorliegende Form und ihre Variation beobachtet wurde, der Unterschied von der Reduktions-*valga*

des *Aculeata*-Zyklus aber nicht genügend hervorgehoben wurde, so möchte ich vorläufig den mir vorliegenden Zyklus und seine Formen sowie alle ähnlichen Formen und Zyklen als die Art *Anuraea valga* und den Zyklus, weil sein integrierender Bestandteil die *valga*-Form ist, als *valga*-Zyklus im Gegensatz zu *Anuraea aculeata* und dem *aculeata*-Zyklus bezeichnen.

Da aber diese *valga* jedenfalls von *aculeata* abstammt, so ist zu untersuchen, welche Bedingungen für das Entstehen dieser Form und ihres Zyklus maßgebend sind.

Brehm (1908) findet *valga* zahlreich in tropischen Seen und ebenso im südlichen Karstgebiet sowie in den südasiatischen und chinesischen Gewässern. Langhans findet sie ebenfalls in den südlichen und warmen Gewässern Istriens. Klausener findet sie in den Blutseen der Hochalpen. Nach diesem Autor ist *valga* charakteristisch für überhitzte Almtümpel. Ebenfalls aus warmen, sonnig gelegenen und wohl wasserarmen Gegenden, nämlich aus Afrika, meldet sie Daday, wobei besonders zu bemerken ist, daß sich solche mit verkümmertem rechten Hinterdorn finden. Apstein beschreibt eine neue Varietät von *aculeata*, die er gemäß ihrem Fundort *tropica* nennt, und die ziemlich gut mit meinen Formen vom Mai 1915 übereinstimmt. Charakteristisch für die var. *tropica* sollen die bedeutende Hinterdorn- und Körperlänge, sowie die ventral gebogenen Mediandornen sein. Es ist also jedenfalls meine Form sehr nahe verwandt und nahezu identisch.

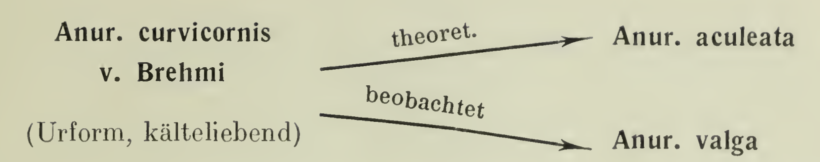
Aus diesen Befunden ist von mehreren Autoren geschlossen worden, daß *valga* schlechten Existenzbedingungen ihre Entstehung verdankt. Brehm faßt sie als Kümmerform auf, denn eine große Anzahl Fundorte (und auch der meinige) ist durch Wasserarmut gekennzeichnet. Wie jedoch der Autor selbst bemerkt, findet sie sich auch in wasserreichen Gegenden (beobachtet von Levander bei Helsingfors, Voigt bei Plön), dem steht auch entgegen, daß Lemmermann sie in großen und seichten Teichen mit viel organischen Stoffen auffand (Archiv, Bd. I). Für einen Einfluß des Milieus spricht aber offenbar, wenn Klausener bemerkt: „Jedes Gewässer hält so nicht nur stets seinen eigenen

Größentypus fest, es ist auch durch die Art der Reduktion der Hinterdornen charakterisiert.“

Nach alledem scheint es mir aber doch sicher, daß ganz spezielle Milieubedingungen für das Vorkommen von der typischen *valga*, in meinem Sinne, charakteristisch sind. Wie früher schon ausgeführt, sehe ich in den folgenden Faktoren jene, die durch ihren Einfluß die *valga* als erbliche Art erzeugten und ihre notwendigen Existenzbedingungen darstellen: hohe Temperatur und starke Besonnung, gewisse Wasserarmut oder doch an gelösten Substanzen sehr reiches Medium, außerdem ein gewisser Sauerstoffmangel.

Mit dem Generationszyklus hat sie LAUTERBORN in Zusammenhang zu bringen gesucht, indem er findet, daß sie mit dem Auftreten von Dauereiern Hand in Hand geht. Es handelt sich jedoch hier um dieselbe Reduktionsform, wie sie KRÄTZSCHMAR vorlag und die, weil einem anderen Formenkreis, nämlich dem von *aculeata* angehörend, nichts mit der uns vorliegenden Form zu tun hat.

Wir haben uns nun noch mit der zweiten Frage zu beschäftigen, wie nämlich der Variationszyklus vorliegender Form zu verstehen ist, und wie er mit dem *aculeata*-Zyklus zusammenhängt. Als erster hat wohl KLAUSENER den Variationsgang dieser Form untersucht, und er gelangt, wenn wir die Resultate KRÄTZSCHMARS betrachten, zu sehr eigenartigen Ergebnissen. Zuerst (12. Juli 07) findet sich eine stachellose Ausgangsform, die er, weil sie von *curvicornis* etwas abweicht, als *curvicornis f. Brehmi* bezeichnet. Diese geht dann (24. Juli) in eine monospine rechtsstachlige *valga* über, die sich endlich (22. August) in eine ziemlich langstachlige heterospine Form verwandelt. Schließlich findet man, daß gegen den Herbst (19. September) wieder die monospine Form dominiert. Es muß außerdem bemerkt werden, daß auch zur Zeit des Dominierens der heterospinen monospine existieren. Es kann also auf Grund dieser Beobachtungen als sicher betrachtet werden, daß die aus den Latenzeiern entstehende Ausgangsform eine stachellose *curvicornis* ist, aus der sich auf parthenogenetischem Wege in einer Additionsreihe ein- und zweistachlige *Valga*-Formen entwickeln, worauf Latenzeibildung stattfindet. Da wir diese Tatsachen später noch brauchen werden, sei hier näher darauf eingegangen. Auf Grund seiner Befunde konstruiert nun KLAUSENER nachstehendes Schema zur Veranschaulichung der genetischen und verwandtschaftlichen Verhältnisse.



Dazu möchte ich folgendes bemerken. Vorausschicken muß ich nur, daß man statt *curvicornis v. Brehmi* offenbar kurz *curvicornis* setzen könnte, da erstere Varietät nur geringfügig von der Hauptform abweicht.

Nun findet man, daß es Kolonien von *curvicornis* und sogar solche der Form *Brehmi* gibt, die als Produkt einer Reduktionsreihe entstanden niemals auf parthenogenetischem Wege *valga* erzeugen, so daß also *valga* nicht schlechterdings und allgemein als Entwicklungsprodukt von *curvicornis* aufgefaßt werden darf. Aber ein noch viel schwerwiegenderer Einwand muß dazukommen, die *var. curvicornis* als unmittelbare Urform der *Anuraea aculeata* aufzufassen im Sinne einer erblichen Grundform. Und zwar ergibt sich dieser Einwand aus KRÄTZSCHMARS und meinen Untersuchungen. Wir finden nämlich, daß *Anur. curvicornis* auf doppeltem Wege zustande kommen kann, wenn wir die Beobachtungen KLAUSENERS voll akzeptieren können. Einmal bildet sie im Zyklus der *valga*-Form den sexuell erzeugten, aus dem Latenzei stammenden Ausgangspunkt, aus dem sich dann im Laufe der Parthenogenese die mono- und heterospinen *valga*-Formen entwickeln, worauf durch den Sexualakt der Variations- und Generationszyklus abgeschlossen wird, um mit der *curvicornis* von neuem zu beginnen. Wenn wir uns nun der Auffassung von der reduzierenden Wirkung der sexuellen Fortpflanzung, die ursprüngliche Verhältnisse herstellt und von dem Einfluß der Parthenogenese, die ein variationsbegünstigender Faktor ist, anschließen, so müssen wir in der *curvicornis* im *valga*-Zyklus die ursprüngliche und grundlegende Form sehen, aus der sich auf Grund äußerer Einflüsse und der durch die Parthenogenese ungehinderten inneren Labilität die stacheltragenden *valga*-Formen entwickeln, um durch den Sexualakt zur stachellosen Form wieder reduziert zu werden. Hier ist also *curvicornis* die Grundform und der Variationszyklus von KLAUSENER stellt eine erblich teilweise fixierte Additionsreihe dar. *Anuraea aculeata v. curvicornis* kann aber, wie KRÄTZSCHMAR genau nachgewiesen hat und auch ich beobachten konnte, als Endprodukt

einer degenerativen physiologischen Reduktionsreihe aus langstachligen typischen *aculeata* entstehen. Die langstachligen Formen sind hier die sexuell erzeugten und insofern als typische und dem Zyklus zu Grunde liegende Formen anzusehen, die reduzierte *curvicornis* jedoch stellt ein Degenerationsprodukt der parthenogenetischen Fortpflanzung dar und erzeugt nun durch den Sexualakt die langstachlige Ausgangsform. Hier liegt also die umgekehrte charakteristische Variationsreihe vor, die eine Reduktionsreihe darstellt. Auch aus meinen Beobachtungen an *valga*, mögen sie auch manches anders darstellen wie KLAUSENER, geht hervor, daß die kurzstachligen nicht im physiologischen Sinne als Reduktionsformen aufzufassen sind wie im Reduktionsgange des *aculeata*-Zyklus. Denn sie sind robuster und kräftiger als die langstachligen und zeigen im Gegensatz zu den kurzstachligen Formen des *aculeata*-Zyklus auch nicht die bedeutende Größenreduktion.

Ähnlich wie mit *curvicornis* verhält es sich, wie schon früher ausgeführt wurde, mit *valga*. Im Zyklus von KLAUSENER ist sie ein Produkt einer Additionsreihe, im Zyklus von *aculeata* bei KRÄTZSCHMAR das Produkt einer Reduktionsreihe.

Beide Zyklen und die in ihnen enthaltenen Formen sind demnach ganz wesentlich verschieden, da die genetischen Verhältnisse durchaus andere sind. Es ist deshalb nicht statthaft, die *valga*- und *curvicornis*-Formen des Reduktionszyklus von *aculeata* mit denselben Formen des Additionszyklus der *valga*-Reihe zu homologisieren — ganz abgesehen davon, daß auch gewisse morphologische Verschiedenheiten existieren. Es sind deshalb auch die fast homospinen Sommerexemplare meines *valga*-Zyklus nicht mit den lang- und mittelstachligen *aculeata*-Formen der früher besprochenen Teiche zu homologisieren. Sie sind morphologisch, aber insbesondere genetisch total verschieden. Eine kurze Übersicht dieser Verhältnisse auf Grund der Beobachtungen von KLAUSENER und KRÄTZSCHMAR wird das noch deutlicher machen.

a) *Valga*-Zyklus (Additionsreihe, heterospine Reihe):

Parthenogenese.

Latenzei ——→ *curvicornis (f. Brehmi)* ——→ *valga f. monospina* ——→ *f. heterospina* ——→ Latenzei, sexuell erzeugt.

b) *Aculeata*-Zyklus (Reduktionsreihe, homospine Reihe):

Parthenogenese.

Latenzei ⟶ *divergens* ⟶ *aculeata typ.* ⟶ *brevispina* ⟶ (eventuell sog. *valga*) ⟶ *curvicornis* ⟶ Latenzei,

Sexuell erzeugt.

Interessant ist es nun, daß auch im *aculeata*-Zyklus, bei den ganz langstachligen *divergens*- und bei den mittelstachligen *aculeata*-Formen, manchmal sogar sehr deutlich Heterospinie zu bemerken ist. Auch ist der linke Stachel meist dünner und anders gekrümmt. Es zeigt das wohl, daß bei der Gesamtart *aculeata* und den verwandten Formen der linke Hinterdorn konstitutionell schwächer ausgebildet ist. Bei dem *aculeata*-Zyklus äußert sich das am stärksten bei den langstachligen Formen, bei den mittel- und kurzstachligen wenig oder gar nicht, um erst bei den ganz extremen Reduktionsformen gelegentlich, aber durchaus nicht typisch, neuerdings aufzutreten. Daß der linke Hinterdorn bei der *aculeata*-Reihe tatsächlich konstitutionell schwächer angelegt ist, äußert sich auch darin, daß wenn die Hinterdornen bei *brevispina*, die sich in *curvicornis* verwandelt, im Schwinden begriffen sind, oft der linke Hinterdorn zuerst vollkommen verschwindet, der rechte aber noch als kleine Spitze erkennbar bleibt. Diese ganz extreme Reduktions- und vorübergehende Übergangsform aber als *valga* zu bezeichnen, halte ich im Hinblick auf die eigentliche *valga*, wie sie uns jetzt nach Klausener vorliegt, für unstatthaft — oder man muß die eigentliche *valga* mit einem anderen Namen belegen.

Im Gegensatz dazu ist es nun interessant, daß im *valga*-Zyklus die Heterospinie zuerst zu Beginn des Zyklus bei den kurzstachligeren eine maximale Ausbildung zeigt, um dann im Laufe der Variation bei den langstachligeren Formen immer mehr abzunehmen, um endlich fast oder ganz zu verschwinden. Hier liegt also in der *valga*-Additionsreihe ein ganz anderes Verhalten vor wie in der *aculeata*-Reduktionsreihe.

Wir haben im vorliegenden hauptsächlich die von Klausener beobachteten Generations- und Variationsverhältnisse unserer Betrachtung zu Grunde gelegt und nur nebenbei unsere Befunde verwertet. Das hat darin seinen Grund, als in unserem Falle die Ver-

hältnisse des Variations- und Generationszyklus ungleich komplizierter liegen.

Vor allem muß hervorgehoben werden, daß Latenzeier in unserem Falle nicht beobachtet werden konnten. Parthenogenese beobachten wir besonders ausgedehnt und intensiv bei den kurzstachligen Formen des Winters und Frühjahrs. Wären diese Formen als Reduktionsformen im Sinne Krätzschmars aufzufassen, so müßte man eher eine Abnahme der Parthenogenese und Latenzeiproduktion erwarten. Wegen des Umstandes, daß keine Latenzeier aufzufinden waren, ist auch die Abgrenzung des Generationszyklus schwierig bezw. unsicher. Sicher ist, daß die monospinen Exemplare des April sich im Laufe der Parthenogenese in heterospine Formen des Mai umwandeln, und daß schon im Mai fast homospine Exemplare gefunden werden, wie solche auch im Juni sich finden. Erst im September tritt nun aber die Art wieder auf und zwar handelt es sich um Formen, die fast vollkommen mit denen vom Mai-Juni übereinstimmen. Man könnte nun im Anschluß an Krätzschmars Aufstellungen über die Reduktionsreihe anzunehmen geneigt sein, daß die Septembertiere tatsächlich aus Latenzeiern stammen. Man würde sich dann folgendes Bild vom Variationszyklus machen müssen. Im Frühjahr 1915 findet eine Additionsreihe von monospinen zu heterospinen, ja bis zu homospinen statt, letztere produzieren Latenzeier. Aus diesen kommen dann wieder langstachlige, homospine Tiere des September, die nun im Laufe der Parthenogenese eine Reduktion zu stark heterospinen und kurzstachligen Formen erfahren, ja wohl bis zum Frühjahr 1916 sich in monospine Formen verwandeln würden, womit dieselben Verhältnisse wie im Vorjahre erreicht wären. Wir wären also so gezwungen, im Zyklus zuerst eine Reduktions-, dann aber eine starke Additionsreihe anzunehmen, die ganz dieselben Formen wieder erzeugt, die aus den Latenzeiern zu Beginn des Zyklus kamen. Ein gewaltiger Widerspruch aber bleibt bei dieser Deutung, die die Krätzschmar'sche Betrachtung anwendet, bestehen. Handelt es sich nämlich wirklich zuerst um eine physiologische Degeneration und um eigentliche Reduktion (Herbst und Winter 1915), so steht nach allen Beobachtungen Krätzschmars und mir bei *aculeata* fest, daß einmal extrem reduzierte Formen, wie es die kurzstachligen mono- und heterospinen Winterformen sind, niemals wieder die umgekehrte Variation im Sinne einer Additions-

reihe durchlaufen können und sich ganz vollständig in die Ausgangsform des Zyklus zurückverwandeln können. Diese Additionsreihe von monospinen zu hetero- und homospinen Formen, wie sie im Frühjahr 1915 stattfand, ist aber Tatsache. Außerdem aber zeigt sich, daß der Variationsgang im Herbst 1915 keinesfalls eine physiologische Reduktion ist, denn abgesehen davon, daß die Tiere wieder vollkommen die langen Stacheln im Frühjahr bekommen, ist die mit wirklicher Degeneration verbundene Verkleinerung und Verkümmerung nicht nachzuweisen, es findet im Gegenteil Kräftigerwerden der Art statt.

Ein Verständnis des ganzen Zyklus scheint mir nun nach Zugrundelegung der Befunde von Klausener möglich, auf die wir früher schon hingewiesen hatten. Dieser Autor konnte nämlich auch beobachten, daß gegen das Ende des Zyklus im September statt der im Sommer dominierenden heterospinen Form wieder auf parthenogenetischem Wege erzeugte homospine dominierten, also gewissermaßen wieder eine Annäherung an die stachellose Ausgangsform des Zyklus im Frühjahr erzielt wurde. Da der von Klausener beobachtete Zyklus vom Dauerei über *curvicornis, mono-, heterospina* und wieder *monospina* wieder zum Dauerei ganz unbedingt feststeht, so können wir unseren Zyklus ähnlich auffassen — ja es zeigt sich, und es wurde darauf schon früher hingewiesen, daß das überhaupt die einzige Auffassungsmöglichkeit darstellt. Wir hätten demnach folgendes Bild vom Variations- und Generationszyklus in unserem Falle zu entwerfen. Es zeigt sich, daß vorliegender Fall viel komplizierter dadurch ist, daß die Variation eine viel größere Amplitude hat und der Generationszyklus sich über ein ganzes Jahr erstreckt.

Aus den Dauereiern kommen im Frühjahr stachellose *curvicornis* oder kurzstachlige *monospina*, die sich im Laufe des Frühjahrs in kurzstachlige *heterospina*, endlich bis in den Sommer in langstachlige *homospina* umwandeln. Gleichzeitig gehen charakteristische Umwandlungen in der Panzerbeschaffenheit, die früher berührt wurden, Hand in Hand damit. Mit beginnendem Herbst werden die Stacheln wieder kürzer, auch immer deutlicher werdende Heterospinie tritt auf, bis endlich im Winter ganz ähnliche Formen sich finden, wie sie im Vorjahre im Frühjahre sich fanden. Damit ist der Variationszyklus geschlossen; ob auch der Genera-

tionszyklus, muß bezweifelt werden. Denn wenn wir im Februar 1916 kurzstachlige *heterospina* in lebhafter Parthenogenese finden, im Vorjahre aber im April, also nur zwei Monate später, noch mehr reduzierte also monospine Formen, so muß man die Vermutung aussprechen, ob denn nicht die Februarform 1916 sich in die Frühjahrsform 1915 umwandeln wird, und zwar auf parthenogenetischem Wege. Das ist nun in der Tat in hohem Maße wahrscheinlich, damit ist aber in Analogie mit 1915 unmittelbar die Vermutung berechtigt, daß auch 1916 die kurzstachlige, monospine Frühjahrsform sich gegen den Sommer auf parthenogenetischem Wege in die langstachlige homospine Form umwandeln wird. Wo bleibt aber nun die sexuelle Fortpflanzung, wird man fragen! Und da muß tatsächlich eingestanden werden, daß für eine solche hier kein Raum ist. Wäre es nicht möglich, daß der ganze jahraus jahrein stattfindende Generations- und Variationszyklus seine Kontinuität nur durch Pathenogenese erhält? Ein reduzierender Einfluß des Sexualaktes erscheint angesichts der Tatsache, daß nachgewiesenermaßen (auch KLAUSENER) im Laufe der Parthenogenese selbst eine Rückkehr zum ursprünglichen Zustand stattfindet, nicht notwendig. Will man sich jedoch zu dieser Annahme des Ausfalls der sexuellen Fortpflanzung nicht entschließen, so muß man doch durch den tatsächlichen, unleugbaren Verlauf der Variation, die zuerst eine Additions-, dann eine Reduktionsreihe darstellt, alles im Laufe eines parthenogenetisehen Zyklus, gezwungen feststellen, daß im Laufe eines Variationsziklus eine fast vollkommene Wiederherstellung des morphologischen Ausgangszustndes durch Parthenogenese und ohne sexuelle Fortpflanzung erreicht wird. Der Unterschied zu den anderen Variationszyklen der Rotatorien, insbesondere von *aculeata*, liegt auf der Hand. Es muß hervorgehoben werden, daß auch KLAUSENER diese Umkehr der Variation, allerdings viel weniger weitgehend, beobachtete. Es liegt also hier im Gegensatz zu den Rotatorien ein Variationszyklus, wie er bei Cladoceren beobachtet wird und den ich als e i g e n t l i c h e Z y k l o m o r p h o s e bezeichnete, vor. Der Einfluß der sexuellen Fortpflanzung, die vielleicht im Winter von den kurzstachligen Formen vollzogen wird, äußert sich also nicht so sehr in einer reduzierenden Wirkung auf die ursprüngliche Gestalt, denn die Annäherung an die Ausgangsgestalt wird teilsweie schon in der Parthenogenese erzielt, als vielmehr rein insofern, als durch sei

die Vegetationsperiode der Art abgeschlossen wird und ein neuer Zyklus beginnt. Es ist also in unserem Falle Variations- und Generationszyklus in weitgehender Unabhängigkeit voneinander, wie wir das bei Cladoceren sehen. An dieser Stelle möchte ich allerdings bemerken, daß vorliegende Resultate zwar wohlbegründet sind, daß es aber zur endgültigen Sicherstellung hinsichtlich der Rotatorienzyklomorphose so eigenartiger und relativ vereinzelt dastehender Resultate und Folgerungen noch weiterer Beobachtungen bedarf, die ich in späterer Zeit noch geben zu können hoffe. Nehmen wir jedoch Klauseners und meine Beobachtungen zusammen, so erscheinen vorliegende Ausführungen doch einigermaßen fundamentiert und im Hinblick auf ihr Interesse mögen sie ihre Rechtfertigung erhalten.

Da nun aber, wie als sicher angenommen werden darf, der Variationszyklus nur sehr wenig oder eigentlich fast gar nicht vom Generationszyklus beeinflußt wird, so müssen seine Ursachen anderswo liegen. Da *Anuraea aculeata* derartige Variation niemals und unter keinen Umständen zeigt, auch die typische *Valga* dort in dieser Art nicht im Zyklus vorkommt, so ist zunächst einmal im erblichen Wesen vorliegender Art der Grundzug des Variationsablaufs begründet. Dieser liegt darin, daß die Art die Fähigkeit hat, unter bestimmten Bedingungen zur *valga mono-* oder *heterospina* und zur homospinen Form zu werden. Diese Bedingungen scheinen mir in erster Linie nach dem früher Gesagten äußerer Natur zu sein. Und zwar scheint, wenn wir den auffallenden Parallelismus der Variation mit der Jahreszeit betrachten, die Temperatur eine ausschlaggebende Rolle zu spielen. Wenn wir ein bestimmtes Stoffquantum als für den Aufbau des Panzers und seiner Fortsätze gegeben annehmen, so können wir gut verstehen, daß auf Kosten der im Sommer langen Hinterdornen der Panzer selbst dünn und zart ist, wogegen er im Winter reichlich durch Höcker verdickt und kräftig erscheint, zu einer Zeit also, in der die Hinterdornen reduziert sind. Da jedoch auch die anderen Milieufaktoren gerade dieses Gewässertypus tiefgreifende Unterschiede zwischen Sommer und Winter zeigen, möchte ich auch diesen einen Einfluß zuschreiben.

Am Schlusse sei noch auf die Bedeutung ber Hinterdornen bezw. ihrer Variation für die Bewegungsart und den Schwimmmechanismus der Rotatorien eingegangen, wobei wir *Anuraea*

aculeata und *valga* als Beispiele benützen. Ich komme deshalb hier bei *valga* darauf zu sprechen, da gerade diese Form Anlaß zur Diskussion dieser Fragen gegeben hat. Die Anwendung vorliegender kurzen Untersuchung auf andere Formen ergibt sich, wenn man die dort gegebenen morphologischen und Variationsverhältnisse berücksichtigt, von selbst.

Zunächst muß festgestellt werden, daß alle von mir beobachteten *Anuraea aculeata* und *valga* rechtsdrehende Rotation bei der Vorwärtsbewegung ausführen. Schwimmen jedoch die Tiere, was manchmal kurze Zeit vorkommt, nach rückwärts oder führen sie eine scharfe Wendung zurück aus, so sieht man oft und meistens linksdrehende Rotation.

Die einseitige Verkleinerung und Rückbildung des Hinterdornes bei *valga* kann zunächst in finaler Weise verstanden werden. Wie Langhans (1907) ausführt, wird, da diese *Anuraea* bei der Fortbewegung eine rechtsdrehende Rotation beschreibt, durch den großen Reibungswiderstand, den der linke Hinterdorn bedingt, dieser zur Rückbildung veranlaßt. Auch Brehm schließt sich der Langhans'schen Erklärung an. Es wäre dahe interessant zur wissen, ob in Übereinstimmung mit der Theorie dann die *valga*-Formen mit rückgebildetem r e c h t e n Hinterdorn eine linksdrehende Rotation ausführten. Darüber liegen m. W. leider keine Angaben vor. Ein Minimum von Widerstand würde offenbar durch beiderseitige Reduktion wie bei *curvicornis* erzielt, dem steht aber, wie Langhans ausführt, das Schwebebedürfnis, welches lange Hinterdornen erfordert, gegenüber. Es stellt demnach „die jeweilig in einer Kolonie herrschende Gestalt ein Kompromiß dar, sie entspricht einem Gleichgewichtszustand zwischen beiden Einflüssen, um den die individuelle Variation pendelt. Der Gegensatz zwischen Bewegungsinteresse und Schwebebedürfnis wird also im warmen Wasser verschärft und wir werden daher bei gleichem Bewegungsinteresse erwarten müssen, daß in warmen Teichen und Seen der Widerspruch beider Interessen ein größerer sein wird, und daß auch die Folge dieses Widerspruches, das ist die Assymmetrie der Hörner im warmen Wasser, mehr zutage tritt, also in wärmeren Gegenden häufiger zu finden sein wird als in kalten.“ In der Tat scheint die geographische Verbreitung der Fundorte für letztere Auffassung zu sprechen. Befremdend muß es nur sein, wenn wir in unserem Falle und auch in dem von Klausener beobachteten

gerade gegen den Sommer eine Herabsetzung der Heterospinie bemerken. Allerdings haben wir auch hier eine entsprechend der veränderten physikalischen Beschaffenheit Vergrößerung der Hinterdornen vor uns.

Eine Entscheidung über die Bedeutung der Hinterdornen in ihrer Größe, Lage und Stellung kann nur erzielt werden, wenn wir auch die typische *aculeata* in den Kreis unserer Betrachtung ziehen. Was zunächst die Richtungs- und Krümmungsverhältnisse der Hinterdornen beim *aculeata*-Zyklus betrifft (siehe diesbez. Fig. 17—19 auf S. 222 und die übrigen Variationsreihen), so ist es sehr wesentlich, daß nach der Beobachtung von Krätzschmar im Ei die Stacheln, wie überhaupt der Panzer, noch weich sind. Wenn nun nach dem Platzen der Eihülle das junge Tier mit dem Wasser in Berührung kommt, so erhärten Panzer und dessen Anhänge allmählich, da nun das Tier aber sofort eigentümliche Schraubenbewegungen bei der Lokomotion ausführt, so richten sich die erhärtenden Enddornen in der Schraubenebene. Nach Krätzschmar wird „die Krümmung der V o r d e r d o r n e n ebenfalls durch größere oder geringere Erhärtungsgeschwindigkeit des Plasmas bedingt.“ „Vielleicht ist diese nicht von einem Unterschiede in der Zusammensetzung des Plasmas, sondern von der chemischen Beschaffenheit des Wassers abhängig. (Daraus erklären sich lokale und temporale Variation, H.) Als sicher darf angenommen werden, daß die Temperatur keinen Einfluß darauf hat, da die Fänge bei den extremsten Temperaturen . . . genau die gleichen Formen ergaben.“ Obwohl ich sonst Krätzschmar vollkommen beistimme, muß ich doch einmal auf Grund allgemeiner Erwägungen dann aber auch auf der Basis entgegenstehender Beobachtungen seinem Urteil über den Temperatureinfluß widersprechen. Wir finden nämlich, daß, wenn wir Formen mit gleichlangen Hinterdornen betrachten, daß diese im Sommer viel stärker divergieren als im Winter, das gilt besonders für mittelstachlige Formen (siehe die früher aufgeführten Beobachtungen). Auch sonst findet man gewisse Unterschiede, die n i c h t durch die Generationsfolge, sondern durch äußere Faktoren bedingt wird. Demnach ist die Behauptung Krätzschmars in ihrer Allgemeinheit widerlegt. Apriori ist sie auch unwahrscheinlich, denn der physikalische Zustand des Wassers muß im Sommer infolge der hohen Temperatur ein durchaus anderer sein, die innere Reibung und damit der sich

einer Rotation entgegenstellende Widerstand des Wassers ist viel geringer, wodurch auch stärkere Entfernung und Auswärtskrümmung der Hinterdornen von der Median- und Drehungsachse möglich ist. Allerdings ist anderseits die Bewegungsgeschwindigkeit und damit der entgegenwirkende Druck im warmen Wasser größer, jedoch ist offenbar dennoch der Widerstand im warmen Wasser geringer als im kalten. Wäre diese teilweise Kompensierung der Unterschiede durch die verschiedene Bewegungsintensität nicht vorhanden, so wäre zweifellos die Temporalvariation in dieser Hinsicht noch viel bedeutender.

Versuchen wir nun ganz im allgemeinen die Bewegungsverhältnisse der einzelnen Varietäten des Variationszyklus zunächst von *aculeata* zu analysieren. Als typischen Ausgangspunkt, der sich ja schon durch den Umstand seiner sexuellen Erzeugung unter allen Verhältnissen zu erkennen gibt, haben wir die mittelstachlige *Anuraea aculeata,* also *typica,* anzusehen. Diese ist im wesentlichen eine Teich- und Tümpelform, die erst in Anpassung an besonders günstige Lebensbedingungen und an das Plankton in die später erblich gewordene *divergens* überging. Diese *typica* besitzt wohl fast immer annähernd gleich lange und gleich gerichtete Hinterdornen. Die Divergenz der Hinterdornen in der Lateralansicht ist auch gering. Es ist klar, daß diese Form mit kürzeren Stacheln bei der Rotation dadurch einen geringeren Widerstand überwinden muß, wodurch auch der Druck auf die Stacheln geringer wird als bei der langstachligen *divergens.* Jedoch tritt auch bei ihr die Beeinflussung durch die Drehung in der Divergenz der Dornen in der Lateralansicht zutage. Der rechte Hinterdorn ist in dieser Ansicht gerade nach hinten gerichtet, während der linke eine ventral gerichtete Krümmung aufweist (Fig. 83). Das ist unmittelbar verständlich, denn bei der Rechtsrotation ist die Dorsalkante dieses Dornes dem Druck ausgesetzt, da diese vorangeht, dadurch wird der Dorn, solange er noch weich ist, dem Druck weichen und ventralwärts gebogen werden (auch Fig. 84). Analog damit sollte man erwarten, daß der rechte Hinterdorn nach der anderen Seite (dorsal) gebogen werde, das ist nun tatsächlich in vielen Fällen, z. B. bei der von Krätzschmar analysierten Rasse der Fall, dieser Autor zeichnet demnach auch sehr instruktiv diese Verhältnisse (S. 5, Fig. 6). Aus dieser symmetrischen Ausbildung, die eben

Fig. 83—85. Lateralansichten zur Erläuterung des Rotationsmechanismus.

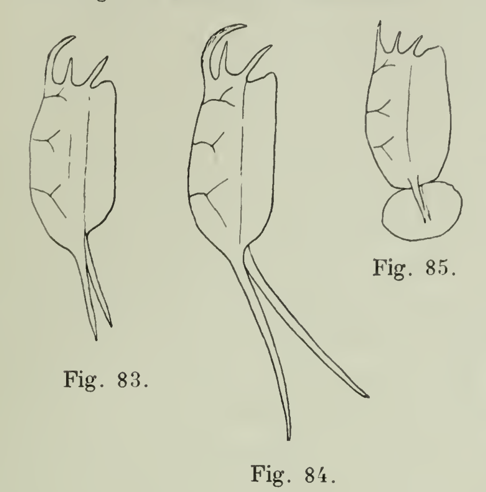


Fig. 83. Fig. 84. Fig. 85.

durch die Widerstandsverhältnisse bei der Bewegung unmittelbar bedingt ist, kann man nun schließen, daß die Drehungsachse dieser Form zwischen den beiden Hinterdornen hindurchgeht, wobei wir der Einfachheit halber die Drehung längs einer Geraden und nicht, wie es der Wahrheit näher kommen dürfte, längs einer Kegelfläche verlaufend denken. Für die betrachteten Verhältnisse ist das gleichgültig.[1]) Diese symmetrische Lagerung der Drehungsachse, die mit Notwendigkeit aus den Lageverhältnissen der Hinterdornen erschlossen werden kann, findet sich nun durchwegs bei manchen Rassen (z. B. der von Krätzschmar), bei anderen, z. B. den von mir beobachteten, fehlt sie immer, und es erfordern daher diese Verhältnisse unser besonderes Interesse, wobei bemerkt werden muß, daß sich diese Einzelheiten niemals bei der Lebendbeobachtung konstatieren lassen, nur eines sieht man, daß keine einfache Rotation um die Mittellinie stattfindet, sondern vielfach exzentrisches Schwanken und Abweichen.

Zunächst muß bemerkt werden, daß die ganz kurzstachligen Formen, also *brevispina,* in Seitenansicht fast keine Divergenz der Hinterdornen erkennen lassen (Fig. 85), weil eben der Wasserdruck bei der Rotation an den kleinen Stacheln nur geringe Angriffsflächen findet. Bei den mittelstachligen und noch deutlicher bei den langstachligen (extremen Fall Fig. 84) findet sich nun im Gegensatz zu den Beobachtungen anderer Autoren der linke viel stärker gekrümmt als der rechte, der meist gerade nach hinten

[1]) Es muß hier betont werden, daß die Drehungsverhältnisse tatsächlich weitaus komplizierter liegen müssen ,wie das auch die Lebendbeobachtung zeigt, bei der deshalb keine rechte Vorstellung der Verhältnisse erzielt werden kann. Besonders bei den langstachligeren Formen sind nämlich beide Hinterdornen nach ventral gekrümmt (besonders extrem in Fig. 84). Es ist klar, daß einmal dadurch eine Komplizierung eintritt, dann aber wirken diese ventral gekrümmten Hinterdornen auch als Steuer- und Stabilisierungsflächen.

steht. Diese Verhältnisse können nur so erklärt werden, daß die Drehungsachse nicht mehr mit der Medianachse zusammenfällt, sondern in ihrem Hinterende gegen den rechten Dorn verlagert ist. Bezw. wenn wir die Verhältnisse der Hinterdornen als gegeben annehmen, kann jetzt, da die Hinterdorn- und damit Steuerverhältnisse nicht mehr symmetrisch sind, die Rotation nicht mehr um die Medianachse erfolgen, sondern sie muß exzentrisch stattfinden. Diese Verhältnisse treten bei *divergens* am schönsten zutage, wo auch auf der Dorsalansicht weitere Veränderungen und Komplikationen auftreten, die das Gesagte bestätigen. Wir finden nämlich fast immer nur in verschiedenem Grade bei den einzelnen Formen ausgeprägt, daß der rechte Hinterdorn in der Dorsalansicht stark nach außen gekrümmt ist und auch nicht gerade, sondern gebogen ist, während der linke Dorn entweder gerade nach hinten oder sogar nach einwärts gekrümmt ist. Einen extremen solchen Fall zeigt die Fig. 18, aber auch auf allen früheren Variationstabellen ist das deutlich zu erkennen. Es hat also der rechte Hinterdorn die Tendenz, sich von der Medianlinie zu entfernen, der linke hingegen, sich ihr zu nähern. Für die genetische Erklärung und Bedeutung dieser Verhältnisse kann man zwei Wege einschlagen. Entweder man nimmt die morphologischen Verhältnisse als gegeben an und dann ist es eo ipso verständlich, daß durch diese bilaterale Assymmetrie die Rotation und Bewegung dergestalt beeinflußt werden muß, daß sie exzentrisch als schraubenartige Bewegung verläuft. Oder man nimmt an, daß die Bewegung der jungen aus dem Ei gekrochenen Tiere mit langen Stacheln von Anfang an unregelmäßig und unsymmetrisch verläuft, so daß dadurch auch die unsymmetrische Stachelstellung zu stande kommt. Dieser Weg scheint mit einer Einschränkung der aussichtsreichste und richtigste. Die Einschränkung könnte nämlich darin gegeben sein, daß im Ei die Stacheln derart in verschiedener Weise gekrümmt wären, daß nach dem Ausschlüpfen die verschiedene Krümmung persistiere und damit den ersten Anstoß zur Unsymmetrie gebe. Folgendes möge noch ausgeführt werden. Gehen wir von den homospinen mittelstachligen *aculeata*-Formen aus, deren Drehungsachse annähernd median liegt. Mit einer Verlängerung der Hinterdornen muß gleichzeitig der Widerstand der Hinterdornen zunehmen und dieser würde bei den extrem langstachligen Formen die Bewegung sehr stark hindern. Der mechanische Ausweg wird gefunden durch

Verlagerung der Drehungsachse zum Teil in den rechten Hinterdorn. Das kann aber nur dann geschehen, wenn dieser eine andere Richtung hat als der linke und die zugleich so beschaffen ist, daß die Rotation den geringsten Widerstand findet. Denn rein mechanisch wird die Drehung als Resultante verschiedenster Kräfte immer im Minimum des Widerstandes verlaufen. Fällt die Drehungsachse mit dem schief gerichteten längeren rechten Hinterdorn zusammen, so ist offenbar der Widerstand geringer als wenn sie median liegt, ja er ist ein Minimum, wie sich leicht zeigen läßt. Bei Zugrundelegung dieser Verhältnisse ist es dann klar, daß der linke Hinterdorn die Tendenz haben muß, der Drehungsachse, d. i. dem rechten Hinterdorn möglichst nahe und parallel zu kommen. Denn einen desto kleineren Bogen er bei der Rotation beschreibt, desto geringer ist der Widerstand. Der mit dem Auftreten längerer Hinterdornen sich vermehrende Widerstand wird also durch eine Verlagerung der Drehungsachse kompensiert. Ein Minimum von Widerstand würde erzielt, wenn der linke Hinterdorn, der ja nur bremsend wirkt, ganz wegfallen würde. Das finden wir nun in der Tat bei gewissen Zyklen und zwar in der *Valga*-Variationsreihe realisiert. Nur muß bemerkt werden, daß zwar die verschiedene Stellung der Hinterdornen bei den langstachligen *aculeata*-Formen kausal erklärt werden kann, nicht aber die dort schon gering auftretende Heterospinie, die dann im *Valga*-Zyklus den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht. Aus dem Bewegungsmechanismus kann die *Valga*-Form nie k a u s a l erklärt werden, aber eine f i n a l e Erklärung, wie sie LANGHANS gegeben hat, ist wohl möglich. Damit ist natürlich gar nicht ausgeschlossen — ja nach dem anfangs Ausgeführten wahrscheinlich, daß die M i l i e u faktoren die *valga*-Charaktere hervorgebracht haben.

Bei *valga* verhält sich nun die Sache so. Die stachellose Ausgangsform *curvicornis* rotiert, da sie vollkommen symmetrisch gebaut ist, auch um die Medianachse. Tritt nun bei der monospinen Form der rechte Hinterdorn auf, so muß natürlich rein mechanisch die Drehungsachse verlagert werden, und zwar muß sie entsprechend dem Gesetz vom geringsten Widerstand mit dem Hinterdorn zusammenzufallen sich bestreben, sie kann jedoch nicht vollkommen auf die rechte Seite parallel zur Medianlinie zu liegen kommen, da dann der ganze Panzer um seine rechte Kante rotieren müßte, also der Widerstand kolossal wäre. Außerdem muß das Räderorgan

notwendig von der Drehungsachse geschnitten werden. Daher liegen hier die Verhältnisse gerade so wie bei den langstachligen *aculeata*-Formen, nur noch deutlicher. Die Drehungsachse liegt schief und schneidet die Medianlinie, der einzige Hinterdorn steht schief nach außen ab und liegt in der Drehungsachse. Tritt nun der zweite und linke Hinterdorn auf, so wird da die Symmetrieverhältnisse wieder hergestellt werden, eine Rückverlagerung der Drehungsachse stattfinden, bis bei vollkommen gleichlangstachligen Sommertieren von *valga* vollkommene Symmetrie in morphologischer und dynamischer Hinsicht herrscht. Bei den Tieren des Sommers (Fig. 75, 77) wird also Median- und Drehungsachse zusammenfallen. Im Interesse eines minimalen Drehungswiderstandes ist es nun aber, daß die beiden Hinterdornen möglichst nahe an die Median- und Drehungsachse heranrücken, damit sie keinen zu großen Zylindermantel beschreiben. In Übereinstimmung mit diesem theoretischen Postulat finden wir auch die Hinterdornen tatsächlich gerade nach hinten und parallel gerichtet. Wir sehen also, daß auf Grund vorliegender Erörterungen die Stellungs- und Krümmungsverhältnisse der Hinterdornen in kausal-mechanischer und finaler Weise verständlich werden und somit auch in dieser Hinsicht die Temporalvariation.

Einige schematische Skizzen mögen das Gesagte kurz illustrieren (Fig. 86—89). Es bedeutet:

——— D r e h u n g s a c h s e, wobei bemerkt werden muß, daß sie der Einfachheit halber als Gerade dargestellt wird, obgleich

Fig. 86—89. Zur Erläuterung der *locomotorischen Bedeutung* der *Hinterdornen* nach Symetrie und Gestalt und der vermutlichen Lage der Drehungsachse.

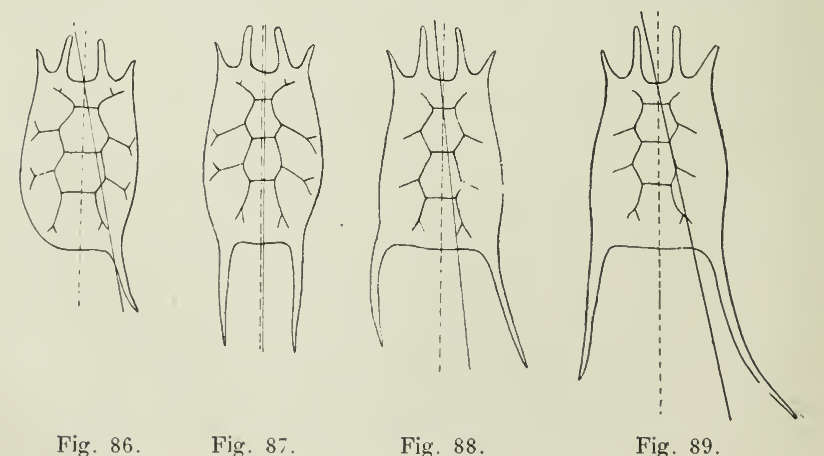


Fig. 86. Fig. 87. Fig. 88. Fig. 89.

sie in verschiedenen Zeitpunkten der Rotation verschieden verläuft, ----- M e d i a n l i n i e.[1])

Ich bin mir nun zwar sehr wohl bewußt, daß die im vorliegenden besprochenen und kausal zu deuten versuchten Erscheinungen keineswegs von allen anderen Forschern beobachtet wurden, obwohl z. B. BREHM und WOLTERECK geringe Grade von Heterospinie und verschiedener Krümmung der Hinterdornen von *aculeata* zeichnen. Es ist jedoch zweifellos zu wenig bisher auf diese Verhältnisse geachtet worden, die, obgleich sie sehr kompliziert und daher schwer zu beobachten sind, dennoch geeignet sein dürften, einmal die Analyse des Bewegungsmechanismus der Rotatorien zu fördern, dann aber auch Licht auf die mechanisch bedingten Temporalvariationen zu werfen. Mit relativ einfachen Prinzipien läßt sich eine Fülle des biologisch Interessanten zutage fördern und so ein Einblick in den komplizierten Mechanismus der Lokomotion und Variation gewinnen, in dem die kleinste und unscheinbarste Veränderung tiefgreifende Bedeutung besitzt und alle Faktoren wie die Räder einer Uhr ineinandergreifend und sich bedingend die wunderbare Mannigfaltigkeit der Planktoncharaktere und ihrer Variation zu stande bringen. Darin hoffe ich die Berechtigung zu dieser Auseinandersetzung gegeben.

F) Zusammenfassung der Resultate über die Variation von Anuraea aculeata und valga.

Es sei nun noch gestattet, die Hauptpunkte der Variation, wie sie früher für die einzelnen Teiche getrennt besprochen wurden, kurz zusammenzufassen, besonders hinsichtlich des *aculeata*-Zyklus. Bemerkt muß jedoch werden, daß die b e i *v a l g a* b e s p r o c h e n e n P r o b l e m e hier n i c h t zusammengefaßt werden, wie überhaupt *valga* nur nebenbei berücksichtigt werden soll.

I. Anuraea aculeata.

1. Die R e d u k t i o n d e r l a n g s t a c h l i g e n und mittelstachligen, aus dem Latenzei kommenden Tiere bildet die

[1]) Wie aus den Figuren hervorgeht, schneidet die Drehungsachse die Medianachse meist in unmittelbarer Nähe vom lokomotorischen Zentrum (Räderapparat), dadurch wird verständlich, daß das Hinterende der Tiere meist eine stark pendelnde und rotierende Bewegung ausführt, wie man allgemein beobachten kann.

Grundlage der Temporalvariation. Diese Reduktion ist eine aus inneren Ursachen erfolgende notwendige Erscheinung, die in Zusammenhang mit dem Fehlen der Amphimixis und dem Herrschen der Parthenogenese steht. Diese Reduktionsreihe kann durch äußere Faktoren entweder gefördert oder gehemmt oder in das Gegenteil zeitweise gekehrt werden. Es gibt jedoch Fälle und Zeitpunkte, in der die Verwandlung in eine Additionsreihe nicht möglich ist, da die Reduktionstendenz zu groß ist. Das ist offenbar zu Anfang eines ganz langstachligen Zyklus der Fall, während mittelstachlige Formen immer beeinflußbar, wenigstens bei meinen Beobachtungen, waren. Ganz reduzierte und deprimierte Formen können sich nicht mehr in langstachligere verwandeln. Da in dem einen Jahr dieselbe Kolonie mehr unbeeinflußbar durch Milieueinflüsse ist, im anderen jedoch beeinflußt wird, so ist eine prinzipielle Einteilung in zwei Rassen, wie sie Krätzschmar vornimmt, und auch aus morphologischen Gründen nicht statthaft. Damit soll nicht bestritten werden, daß unter besonders günstigen Umständen große und langstachlige Formen erblich wurden, deren Reduktionstendenz nicht mehr kompensiert werden kann. Auf Grund ähnlicher Erwägungen ergibt sich, daß die mittelstachlige *Anuraea* als *typica* und nicht die *divergens* zu bezeichnen ist.

2. Die Additionsreihe der Formen, die zur Verlängerung der Hinterdornen der Körpergröße und zur Wiederherstellung ursprünglicherer Vorderdornverhältnisse führt, beruht auf äußeren Faktoren, die die Lebensbedingungen besonders günstig gestalten. In allen von mir beobachteten zahlreichen Fällen erfolgt diese Addition im Spätfrühling und beginnendem Sommer. Da zu dieser Zeit infolge der sommerlichen Erwärmung des Wassers meist ein Frequenzrückgang stattfindet, so liegt offenbar teilweise in der Ernährung der grundlegende Faktor, obwohl auch der Temperatur ein Einfluß nicht abzusprechen ist. Jedenfalls ist es auffällig, daß Addition und steigende Temperaturkurve zusammenfallen.

3. Verstärkung der Reduktion durch äußere Einflüsse. Durch ungünstige Lebensbedingungen wird in erster Linie die Größe und Länge der Hinterdornen bestimmt, vor allem aber letztere. Die Vorderdornen und überhaupt der Gesamthabitus bleibt aber ziemlich unverändert, während die durch den inneren physiologischen Faktorenkomplex bedingte Reduktion

auch die Krümmungsverhältnisse der Vorderdornen, wie überhaupt den Gesamthabitus beeinflußt und verändert.[1]) Man kann also zwischen einer äußeren und einer inneren Reduktion unterscheiden. Die durch äußere Faktoren bedingten Veränderungen liegen nur bezüglich der Verkürzung der Hinterdornen in der Richtung der inneren Reduktion, der Habitus bleibt dadurch unverändert. Es kann daher durch neuerliche günstige Bedingungen sofort der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt werden, was, wenn einmal innere Reduktion stattgefunden hat, schwerer und überhaupt nur so lange möglich ist, als die Reduktion noch nicht zu weit vorgeschritten ist. Selbstverständlich können äußere Faktoren dadurch, daß sie im Vereine mit der inneren Reduktion und diese verstärkend wirken, auch den Typus verändern.

4. Temporalvariation ausschließlich durch äußere physikalische Verhältnisse hervorgerufen, finden wir nur hinsichtlich der Krümmungsverhältnisse der Hinterdornen. Es zeigt sich nämlich bei Vergleich gleichlangstachliger Formen verschiedener Jahreszeiten, daß bei den Sommertieren die Hinterdornen, und zwar besonders wenn wir mittelstachlige Formen vergleichen, stark divergieren, während im Winter die Dornen mehr parallel stehen. Die Deutung aus den Bewegungsbedingungen wurde früher versucht.

Das leitet uns über zu den wohl ebenfalls durch äußere Verhältnisse bedingten

5. Verschiedenheiten in der Variation zu verschiedenen Jahren und in verschiedenen Gewässern. In verschiedenen Jahren geht im selben Gewässer die Reduktion verschieden weit und zwar geht meistens eine von Anfang an rapide und schnell verlaufende Reduktionsreihe weiter als eine langsam verlaufende. Diese Unterschiede sind offenbar auf äußere Faktoren, die bald hemmend, bald fördernd wirken, zurückzuführen. Es sind jedoch auch Unterschiede der sexuell erzeugten Ausgangstiere derselben Kolonie in verschiedenen Jahren zu erkennen. Zu bestimmten Jahreszeiten, meist im Sommer, findet man in vielen Gewässern charakteristische Variationen, die für gewöhnlich nicht in Reduktionsreihen auftreten,

---

[1]) Durch äußere Faktoren kann so eine im Habitus vollkommen typische mittelstachlige *aculeata* mit kurzen Hinterdornen entstehen.

aber dennoch den betreffenden Fang charakterisieren. Das bezieht sich insbesondere auf Heterospinie und verschiedene Krümmung. Offenbar sind dafür äußere Bedingungen maßgebend. Manchmal jedoch findet sich die Heterospinie bei allen Formen eines Zyklus in einem Gewässer stärker ausgebildet, was vielleicht auf erbliche Fixation äußerer Einflüsse zurückzuführen ist. Außerdem finden sich zahlreiche Unterschiede im Variationszyklus verschiedener Gewässer, die jedenfalls in Anbetracht ihrer Kleinheit auf äußeren Verhältnissen beruhen.

6. Der spezielle Variationsverlauf einer Reduktionsreihe ist charakterisiert:

a) Durch das Abnehmen der Hinterdornlänge und durch gewisse Gestaltveränderungen derselben im Zusammenhang damit, die teils wie die Krümmungsverhältnisse milieubedingt sind. Die verschiedene Heterospinie dagegen ist offenbar mehr weniger für alle *Anuraea aculeata* konstitutionell und für die jeweiligen Variationen charakteristisch gegeben. Jedoch scheint die Heterospinie in gewissen Fällen auf Grund äußerer Einflüsse erblich erworben und besonders stark ausgebildet zu sein, wie das für *valga* zutrifft. Der genauere Ablauf der Hinterdornreduktion ist den früheren Ausführungen zu entnehmen.

b) Die Abnahme der Panzerlänge, die viel langsamer von statten geht und auch die Veränderung der Vorderdornenbeschaffenheit ist in erster Linie für die physiologische Reduktion im Sinne einer gewissen Degeneration charakteristisch. Sie ist bei dem *valga*-Zyklus fast nicht erkennbar, denn hier bleibt die Länge und Vorderdornbeschaffenheit sehr konstant, was uns hier nicht von einer eigentlichen physiologischen Reduktion zu sprechen berechtigt.

c) Die relative Breite des Panzers bleibt ziemlich konstant und nimmt ganz am Ende der Reduktionsreihe bei den kurzstachligen *brevispina* ziemlich plötzlich zu, womit dieselben eine mehr viereckige Gestalt gewinnen.

d) Die Felderung des Dorsalpanzers ist am deutlichsten bei langstachligen, bei kurzstachligen ist sie meist sehr undeutlich, um bei *curvicornis* als Reduktionsform fast unsichtbar zu werden. Ebenso verhält sich die Punktierung. Manchmal findet man besonders bei längerstachligen Formen eine Unregelmäßigkeit der Felderung.

e) Die Gestalt und Beschaffenheit der Mediandornen ist besonders für die Reduktion charakteristisch. Die Länge ist zwar absolut nicht sehr variabel, jedoch ist die Ventralkrümmung und die Stellung der Vorderdornen zueinander stark verschieden. Bei langstachligen haben wir stark gekrümmte und mehr divergierende Dornen, die außerdem am Dorsalrand mit Höckerchen besetzt sind. Bei kurzstachligen sind sie mehr gerade, daher in Dorsalansicht spitz zulaufend, ziemlich glatt und parallel zueinander oder sogar etwas konvergent.

7. Aus den Latenzeiern derselben Population (die von mehr kurzstachligen Exemplaren, jedoch auch seltener von mittelstachligen, immer aber erst bei vorgeschrittener Vegetationsperiode abgelegt werden) kommen in verschiedenen Jahren im selben Gewässer Formen von verschiedener Stachellänge und Habitus hervor. Immer sind es jedoch mehr Langstachlige, zumindest Mittelstachlige, niemals Kurzstachlige. Dieser Umstand veranlaßt mich, auf Grund früherer Erörterungen die mittelstachlige als *typica* anzusprechen. *Divergens* fasse ich also als eine nur unter besonders günstigen Umständen durch sexuelle Fortpflanzung zu stande gekommene Form auf, die jedoch jedenfalls in manchen Populationen (z. B. bei Krätzschmar) als erblich fixierte Ausgangs- und damit typische Form aufzufassen ist.

II. Anuraea valga.

Bezüglich dieser Verhältnisse muß ich auf das spezielle Kapitel verweisen. Es seien hier nur die Beziehungen des *aculeata-* und *valga*-Zyklus kurz zusammengefaßt.

III. Zusammenhang der gesamten Anuraea aculeata- und valga-Variationen.

Die bisher geltende Art *Anur. aculeata* ist auf Grund variationsstatistischer Erwägungen in zwei Arten zu teilen, in *aculeata* und *valga*. In dem Klausener und mir vorliegenden Material haben beide Zyklen gar keinen genetischen und auch eigentlich keinen morphologischen Zusammenhang. Wir unterscheiden einen *aculeata*-Zyklus, in dem gehen aus den Latenzeiern immer lang- oder mittelstachlige Formen hervor, die früher oder später mit innerer Notwendigkeit einer mehr minder weitgehenden Reduktion anheimfallen. In diesem Zyklus tritt gelegentlich auch bei den

ganz kurzstachligen Hetero- oder Homospinie auf, diese Formen sind jedoch im Hinblick auf die eigentliche *valga*-Form nicht als *valga* zu bezeichnen, denn sie kommen nur dadurch zu stande, daß der ohnehin schwächer angelegte linke Hinterdorn etwas früher total schwindet als der rechte. Festzuhalten ist, daß hier *curvicornis* und die *valga* ähnliche Form das Produkt einer extremen Reduktionsreihe darstellen, in der die heterospine Form der monospinen vorhergeht und die längerstachligen homospinen den heterospinen vorangehen. Ganz umgekehrt verhält sich teilweise, nämlich im ersten Teil seines Verlaufes, der *valga*-Zyklus. Nach KLAUSENER bildet eine *curvicornis*-Form seinen sexuell erzeugten Ausgangspunkt, nach ihm und mir geht darauf *valga monospina* dann *v. heterospina* hervor, die sich schließlich nach mir in eine mittel- und homospine Sommerform umwandelt. Hierauf erfolgt verschieden weitgehende Rückverwandlung, bis Dauereibildung erfolgt. Von einer Reduktion im physiologischen Sinne ist hier nicht die Rede. Dem *valga*-Zyklus liegt als charakteristische und typische Art die *valga*-Form zu Grunde. Beide Zyklen sind morphologisch und variationsstatistisch zu scheiden und daher verschiedene Arten oder wenn man will, Unterarten.[1])

Endlich ergibt sich sowohl für *aculeata* als auch für *valga*, daß die Stellung und Gestalt der Hinterdornen mechanisch aus den Prinzipien der Rotationsbewegung bei den Rotatorien gemäß der Ableitung resultierender Bewegungen verstanden werden kann.

G) Allgemeiner Teil.

Wir haben im vorausgehenden die verschiedenen Erscheinungen des Polymorphismus bei *Anuraea aculeata* und *valga* und anderen Rotatorien untersucht und dabei zunächst gewisse speziellere Fragen nach den Ursachen nicht aufgeworfen, sondern uns mit der Feststellung des Wirkens äußerer oder innerer Ursachen begnügt. Nun müssen wir noch am Schluß näher auf diese Ursachen eingehen und auch allgemeinere Fragen, die sich bei einem Vergleich der Rotatorienzyklomorphose als Ganzes mit analogen Erscheinungen bei Cladoceren u. a. ergeben, zu beleuchten suchen.

---

[1]) KLAUSENER macht diesbezüglich ebenfalls darauf aufmerksam, daß streng lokal bedingte und zyklisch unterschiedene Formenkreise als gute Arten aufzufassen sind.

I. Allgemeine Voraussetzungen der zyklischen Variation.

Von Krätzschmar wurde besonders darauf hingewiesen, daß eine Temporalvariation im Sinne Wesenberg-Lunds, wie sie z. B. bei Cladoceren auftritt, bei Rotatorien infolge der hier fehlenden Häutungsprozesse, die ja erst eine Umbildung der Form durch äußere Einflüsse möglich machten, nicht stattfinden könne. Obgleich[1]) es nun nach Eckstein, Plate, Krätzschmar und Sachse u. a. als sicher betrachtet werden darf, daß im allgemeinen (es ist eine Ausnahme bekannt) Rotatorien keine Häutungen durchmachen, so ist dennoch dadurch a priori nicht die Unmöglichkeit der Temporalvariation in obigem Sinne gegeben. Denn wir finden, daß auch in der Embryonalentwicklung der Daphniden sich schon äußere Faktoren geltend machen können, dergestalt, daß kurzhelmige Mütter bereits im Brutraum langhelmige Embryonen beherbergen können, wie Wesenberg-Lund beobachten und W. Ostwald experimentell zeigen konnten. Demnach ist bei Cladoceren eine embryonale Beeinflußbarkeit gegeben und dieselbe auch a priori für Rotatorien nicht zu leugnen. Denn obgleich hier nach der Eiablage seitens des Muttertiers — falls es sich um eine ovipare Form handelt — keine Ernährung des Embryo, wie das Weismann für Cladoceren feststellt, bei denen eine Ernährung des Embryo im Brutraum stattfindet, erfolgen kann, so könnten dennoch äußere Faktoren anderer Art (z. B. die Temperatur) durch Beeinflussung der Embryonalentwicklung die spätere Form modifizieren[2]), ähnlich wie ja auch bei Cladoceren die von der Mutter abweichende Gestalt der Embryonen ebenfalls durch Temperatureinflüsse, sei es direkt oder indirekt, bedingt ist.

Krätzschmar gibt nun an, daß die Reduktionsreihe, die er bei

---

[1]) Wesenberg-Lund hält anscheinend an dem Stattfinden von Häutungen fest und bringt auch die Variation damit in Zusammenhang, denn er sagt (1910/11): „Das abnorme Wachstum der Körperproportionen, auf welchem die Umformung zur Verminderung der Fallbewegung beruht, findet bei den Daphniden und Rotatorien wahrscheinlich unmittelbar nach der Häutung statt, welche bei der stetig steigenden Temperatur mit großer Intensität vor sich geht."

[2]) Den großen Einfluß, den die Temperatur durch Beeinflussung der Kernplasmarelation auf innere Organe unmittelbar ausübt, konnte ich sehr gut am Dotterstock von *Pterodina patina* (Lit.-Verz.!) beobachten. Gemäß den hier nicht zu erörternden allgemeinen Prinzipien der Kernplasmarelationslehre, die ich in meiner Arbeit im Arch. f. Zellforschung teilweise entwickelt habe, wäre auch ein unmittelbarer Einfluß der Temperatur auf die morphogenetischen Prozesse während der Embryogenese der Rotatorien vielleicht möglich.

Anur. aculeata beobachtete und die er auch auf die Variation anderer Rotatorien (z. B. *A. cochlearis*) ausgedehnt wissen will, durch Kleinerwerden des Dottermaterials infolge zu starker Inanspruchnahme des mütterlichen Organismus und durch abnehmende Vitalität von Generation zu Generation zu erklären sei. Es ist nun aber eben deshalb nicht einzusehen, warum nicht auch bessere Ernährung doch wieder entgegen dem Reduktionszyklus eine Zunahme der Dottermasse und so wenigstens vorübergehend eine Additionsreihe erzielen könnte. Daß das in manchen vereinzelten Fällen infolge allzustarker Reduktionstendenz nicht möglich ist, kann kein Argument sein, daraus auf eine allgemeine Erscheinung zu schließen. Dieses prinzipielle Argument Krätzschmars, welches auf den andersartigen Grundbedingungen und Voraussetzungen der Temporalvariation bei den Rotatorien gegenüber den Cladoceren beruht, kann also nicht als zutreffend erkannt werden.[1]) Es sind also diesbezüglich die Grundvoraussetzungen für eine zyklische Variation im Sinne Wesenberg-Lunds gegeben, nämlich die Beeinflußbarkeit durch äußere Faktoren.

Die zweite grundlegende Voraussetzung für das Zustandekommen jeglicher Temporalvariation, sei es nun im Sinne von Krätzschmars Reduktionszyklus oder im Sinne Wesenberg-Lunds, ist jedoch die parthenogenetische Fortpflanzung. Da es als gesichert zu betrachten ist, daß ganz allgemein individuelle Variation durch Amphimixis ausgeglichen und durch dieselbe die Ursprungs- und typische Form wiederhergestellt wird, so kann eine zyklische Variation, sei sie nun rein innerlich durch die abnehmende Vitalität oder durch den transmutierenden Einfluß äußerer Faktoren bedingt, nur dann stattfinden, wenn parthenogenetische Fortpflanzung herrscht; der Variationszyklus wird umso länger und ausgeprägter sein und wird sich umso mehr von der Ausgangsform entfernen können, je länger Parthenogenese andauert. Lauterborn hat besonders diese prinzipielle Bedeutung der Parthenogenese betont[2]) und es ist in der

[1]) Wenn man nach Krätzschmar die Reduktionsreihe auf eine Verkleinerung des Dottermaterials zurückführt, das doch vom mütterlichen Dotterstock gebildet wird, so muß ich darauf hinweisen, daß durch Temperatur per se eine Verkleinerung bezw. Vergrößerung dieses Organs, durch dessen Größe auch die Dottermenge des Eies bestimmt wird, bewirkt werden kann. (Vergl. meine *Pterodina*-Arbeit.)

[2]) Wesenberg-Lund sucht eine Erklärung des Fortfalles der sexuellen Fortpflanzung bei Planktonten, in dem er sagt (1910): „die Ursache, daß die

Tat in diesem Faktor eine wirkliche Erklärung für das ausgedehnte und fast ausschließliche Vorkommen zyklischer Variation bei parthenogenetischen Planktonten gegeben. Auch BEHNING betont den Einfluß der Parthenogenese in dieser Hinsicht. Für eine Temporalvariation im Sinne WESENBERG-LUNDS in äußerer und innerer Hinsicht sind also bei Rotatorien die Bedingungen gegeben.

II. Es wäre nun noch näher auf den Zusammenhang von Generations- und Variationszyklen und auf die näheren Beziehungen von Rotatorien- und Cladocerenzyklomorphose einzugehen.

GRUBER teilt das Problem der Cladocerenzyklomorphose in zwei Fragestellungen ein: 1. in eine physikalisch-biologische Frage nach dem Einfluß des Milieus. Mit diesem Problem beschäftigten sich hinsichtlich der Rotatorien die experimentellen Arbeiten von KRÄTZSCHMAR, SACHSE und DIEFFENBACH. 2. in eine Artbildungsfrage, deren Gegenstand die Untersuchung der Ursachen der zyklischen Variation als Anpassungserscheinung und der Planktoncharaktere ist. Mit dieser Frage hat sich insbesondere WOLTERECK bei Cladoceren und WESENBERG-LUND am gesamten Plankton beschäftigt, ersterer auf experimenteller Grundlage, letzterer ausgehend von allgemein biologischen und genetischen Gedankengängen, gestützt auf Beobachtungen im Freien. Die Ansichten des letzteren Autors sind deshalb, weil sie von anderen Problemen ausgehen und einen anderen Standpunkt einnehmen, nicht mit den Ansichten WOLTERECKS a priori in Widerspruch. Als drittes Problem, das bei Cladoceren nur angedeutet ist (siehe die Untersuchungen E. WAGLERS: Zoologica 1913), ist der direkte Einfluß der Parthenogenese und überhaupt des Generationszyklus im Sinne KRÄTZSCHMARS bei Rotatorien zu nennen.

---

geschlechtliche Vermehrung bei den Planktonorganismen fortfällt, ist nach meiner Meinung darin zu suchen, daß die Produktion von Ruhestadien und besonders ihre dicken Chitinskelette derartige Anforderungen an den Mutterorganismus stellen, daß seine Organisation in Konflikt gerät mit den Forderungen, die die Schwebefähigkeit an ihn stellt.“ Diese Auffassung hat wohl besonders für die Ephippien der Daphniden, weniger für die Latenzeier der Rotatorien Geltung, bei denen der Mehraufwand meistens ein minimaler ist. Die Ursachen des Ausfalls sexueller Fortpflanzung liegen wohl viel tiefer, denn wir finden z. B. ja auch bei Aphiden ähnliche Erscheinungen; dennoch wird die Parthenogenese hier auf ebendenselben allgemeinen biologischen Problemen beruhen wie bei den Daphniden.

Die einzelnen Faktoren haben für Cladoceren und Rotatorien ganz verschiedene Bedeutung, und es stellt sich demnach der Variationszyklus beider Gruppen als vielfach verschieden dar. Bei Cladoceren haben wir als typische Erscheinung eine eingipflige Variationskurve, die von einem Ausgangspunkt sich entfernend, im Laufe der Parthenogenese dann sich diesem wieder nähert. Die sexuelle Fortpflanzung kommt also hier als reduzierender und auf die ursprüngliche Form bringender Faktor viel weniger in Betracht als bei Rotatorien, da hier der Ursprungszustand durch zyklische Variation unter dem Einfluß äußerer Faktoren schon im Laufe der Parthenogenese erreicht wird. Die Zyklomorphose der Cladoceren ist, wenn wir von erblichem Variationszyklus, der ebenfalls auf Grund äußerer Verhältnisse entstanden zu denken ist, absehen, fast ausschließlich durch zyklische Variation äußerer Faktoren bedingt und zwar scheinen vielfach die Temperatur und in gewissem Sinne auch die Ernährung als die allein in genügender und ausgesprochen zyklischer Weise variablen Faktoren als Ursachen in Betracht zu kommen. Die ganze charakteristische eingipflige Zyklomorphose der Cladoceren, sei es nun primäre oder sekundäre Variation[1]) und überhaupt die starke Plastizität dieser Tiergruppe äußeren Einflüssen gegenüber, ist im wesentlichen durch den speziellen Ablauf der Entwicklungsvorgänge, durch die Häutungen etc. bedingt.

Bei Rotatorien liegen jedoch die Dinge infolge früher erörterter etwas anderer Verhältnisse ziemlich verschieden. Während bei Cladoceren die inneren Bedingungen im wesentlichen erblich gewordene Reaktionszyklen auf ehemalige äußere Reize darstellen, also eine auf Grund äußerer Verhältnisse entstandene, zyklisch variable Reaktionsnorm im Sinne WOLTERECKS repräsentieren, haben wir bei den Rotatorien vielfach nur eine rein physiologische Reduktion, die keinen Zusammenhang weder mit jetzigen noch mit früheren äußeren Faktoren erkennen läßt. Wir haben es hier nur mit gewissermaßen einer rein physiologischen Degeneration als rein sekundäre Gefolgserscheinung der Parthenogenese zu tun. Wir finden einen so zustandegekommenen Variationszyklus bei Rotatorien jedoch keineswegs immer, ja nicht einmal in der Mehrzahl der Fälle; allerdings mehren sich die Beobachtungen, die diesen physiologischen Faktor in manchen Variationen als bestimmend zu

[1]) Siehe HARTMANN; Studien über die Zyklomorphose bei Cladoceren.

erkennen suchen. Dieser Variations- und Reduktionszyklus im Sinne KRÄTZSCHMARS ist aber offenbar nicht im selben Sinne als erblich anzusehen wie etwa ein erblicher Variationszyklus auf Grund variabler Reaktionsnorm bei Cladoceren. Einmal ist nämlich die Entstehungsweise obiges Zyklus eine durchaus andere als die des erblichen Variationsganges bei Cladoceren. Diese ist erblich gewordene ehemalige Anpassung auf äußere Faktoren, jene das rein sekundäre physiologische Resultat, gewissermaßen eine Begleiterscheinung der Parthenogenese und kann als solches nur eventuell mit der bei Cladoceren unter günstigen Umständen meist ganz zurücktretenden, unter ungünstigen Lebensbedingungen oder unter besonderen Verhältnissen (siehe WAGLER 1913) aber manifest werdenden Degeneration im Laufe der Parthenogenese homologisiert werden.[1]) Aber auch der ganze Charakter ist ein durchaus anderer. Eine erbliche Zyklomorphose der Daphniden können wir auf im Keimplasma vorhandene Erbanlagen zurückführen, die durch zyklische Ekphorie im Sinne SEMONS im Laufe der Generationen manifest, d. i. ekphoriert werden. Der Reduktionszyklus einer *Anuraea aculeata* und überhaupt ähnlich verlaufende Zyklen sind aber nicht im obigen Sinne erblich. Bei ihnen wird lediglich durch den Ausfall der reduzierenden sexuellen Fortpflanzung der Variation freier Spielraum gelassen und der Variationszyklus ist dann entweder nur auf Degeneration, der kein Halt geboten wird, zurückzuführen, oder sie ist wie z. B. bei dem *Asplanchna*-Zyklus von LANGHANS der Ausdruck einer gewissen inneren Labilität, die durch das Fehlen der einschränkenden Amphimixis gewisse oft sprungartige Formänderungen bedingt. Hier ist also Parthenogenese als für den Zyklus wesentlich zu betrachten, dort jedoch bei den Cladoceren ist sie hauptsächlich für das ungehinderte Entstehen der später erblich fixierten Variationszyklen von Bedeutung, niemals aber kann sie an und für sich eine Ursache des erblichen Variationszyklus gelten, der einmal erblich fixiert auch durch Amphimixis übertragen werden kann und wird. Jedoch auch äußere Faktoren können unzweifelhaft (LAUTERBORN, SACHSE und DIEFFENBACH) eine zyklische Variation

---

[1]) Daß bei Cladoceren sich der degenerierende Einfluß langer Parthenogenese nicht so stark bemerkbar macht, ist wohl darauf zurückzuführen, daß hier im Laufe des Individuallebens durch die infolge der Häutungen mögliche Anpassung unter günstigen Umständen jedes Tier sich einzeln auffrischen kann.

der Rotatorien bedingen. Ein allgemeiner Vergleich der Cladoceren und Rotatorien lehrt uns demnach, daß, mögen auch bei Rotatorien bald äußere bald innere Faktoren in obigem Sinne bestimmend sein, doch die Zyklomorphose der Cladoceren vorwiegend auf äußeren Einflüssen, die oft allein wirksam sein können, also auf einem Reaktionszyklus beruht, während jedoch die Rotatorienzyklomorphose sowohl durch äußere Faktoren, jedoch vorwiegend durch innere Faktoren im Sinne einer Reduktionsreihe Krätzschmars hervorgebracht wird, wobei jedoch nicht immer gerade Reduktion als solche charakteristisch sein muß (*valga*-Zyklus). Ein prinzipieller und vollkommen durchgreifender Unterschied beider Zyklen existiert nur, wenn wir extreme Ausbildungsgrade z. B. den Variationszyklus von *Anuraea aculeata* Krätzschmars und den Cladocerenzyklus miteinander vergleichen. Denn hier ist eben ein Faktor, der meist nur im Vereine mit anderen den Zyklus bestimmt, fast alleinherrschend geworden, so daß man nun versucht sein könnte, eine ähnliche prinzipielle Scheidung für alle Variationszyklen durchzuführen.

Gehen wir auf die Veränderungen, wie sie rein durch das Fehlen der sexuellen Fortpflanzung durch den parthenogenetischen Zyklus bedingt erscheinen, noch näher ein. Bezüglich der Wertung der einzelnen Formzustände des Variationszyklus können wir, wenn die sexuelle Fortpflanzung, was schwerlich auf Widerspruch stoßen dürfte, als die ursprünglichere Fortpflanzungsart betrachtet werden darf, mit Lange sagen: „der phylogenetisch ursprünglichere Fortpflanzungsmodus reproduziert auch den ursprünglicheren morphologischen Zustand.“ Sachse konnte sowohl experimentell als durch Beobachtung im Freien konstatieren, daß *Brachionus pala* immer aus Dauereiern hervorgeht und sich im Laufe der Parthenogenese langsam zuerst in kurzdornige, dann in langdornige *amphiceros*-Formen umwandelt. Er glaubt, diese Verhältnisse auf bessere Ernährung zurückführen zu können. Ist nun jedenfalls gute Ernährung ein begünstigender Faktor, so kann doch der Grund der Tendenz zu langstachligen Formen mit den Konsequenzen parthenogenetischer Fortpflanzung gegeben sein, denn durch Amphimixis werden die langstachligen Formen sofort reduziert. Offenbar liegt aber bei *Brachionus pala* eine Variation auf Grund äußerer Faktoren dennoch vor, die eben nur durch die Verhältnisse der Parthenogenese möglich gemacht wird. In anderen

Fällen jedoch finden wir eine Abweichung vom Typus aus inneren Ursachen, wobei also Parthenogenese zugleich Bedingung und unmittelbare Ursache ist (Krätzschmars *Anur. acul.*). So konnte Lange beobachten, daß die *Asplanchna Leydigii* Lange nur aus Latenzeiern entsteht, diese Form wandelt sich nach etwa 3 parthenogenetischen Generationen sprungweise (!) in die mit seitlichen Fortsätzen versehene *Ebbesbornii* um, die dann wieder sexuell die *Aspl. Leydigii* erzeugt. Powers kommt zu ähnlichen Resultaten bei *Asplanchna amphora* (ich zitiere nach Lange): ,,The saccate form is, I think unquestionably the only form that emerges from the resting egg. In all case — seven in number — in which I have examined temporary ponds within a few days after formation and found this rotifer just appearing, or in which I have caught the species evidently close to its first appearance, I have found either nothing but the saccate type, or numerous saccates, together with transitional and humped types. In the majority of these cases the saccates have been rapidly displaced by the humped type, which in nature at least very rauly reverts to the produktion of the smaller form.“ Also auch hier ganz analoge Verhältnisse wie bei den Beobachtungen Langes. Daß die Parthenogenese tatsächlich die ungestörte Entwicklung der Variationen gestattet, ja sogar bedingt, zeigen u. a. auch die so abweichend gestalteten Männchen der heterogonen Rotatorien, die ja niemals sexuell erzeugt werden, eine Tatsache, auf die Lange aufmerksam macht. Jedoch scheinen gewisse Unterschiede, z. B. wenn wir damit den Variationskreis von *Anur. aculeata* vergleichen, zu bestehen, indem hier doch die festbestimmte Gestalt der Männchen gewissermaßen in der Artkonstitution in eigentlichem Sinne erblich fixiert zu sein scheint. Lassen wir endlich Behning zu Worte kommen, ein Autor, der bekanntlich oftmals in seiner hochinteressanten Arbeit auf diese Verhältnisse hingewiesen hat, er sagt: ,,Meines Erachtens ist bis jetzt jedenfalls der Geschlechtsperiode als Variationsursache eine viel zu geringe Bedeutung geschenkt worden, und man wird ein klareres Verständnis der Variationsursachen erst erhalten, wenn man nicht nur die äußeren Einflüsse beachten wird, sondern auch die reduzierende Wirkung der Geschlechtsperiode mindestens als adäquate Variationsursache ansehen wird.“ In welcher Weise aber dieser Faktor bei Rotatorien und Cladoceren zur verschiedenen Geltung kommt, habe ich versucht kurz anzudeuten.

III. Nach diesen allgemeinen Erörterungen gehen wir nun noch näher auf die speziellleren Ursachen der Variationszyklen ein, wobei wir besonders äußeren Faktoren unsere Beachtung schenken. Die rein inneren Bedingungen haben wir im vorhergehenden schon gewürdigt.

a) Einen ganz eigenartigen Standpunkt bezüglich der Größenvariation von *Notholca longispina* nimmt Ammann ein: „So bewirkt wohl die gesteigerte Inanspruchnahme des Räderapparates unmittelbar eine geringere Ausbildung der Ausleger.“ Von einer direkten und unmittelbaren Beeinflussung der Ausleger durch verschiedene Inanspruchnahme des Räderapparates im Sinne einer Korrelation kann wohl nicht die Rede sein, da die Ausleger bereits bei den jungen Exemplaren noch vor jeder Funktion gebildet werden und demnach auch gewissermaßen von einer Inaktivitätsatrophie derselben im obigen Sinne nicht gesprochen werden kann. Sollte jedoch diese Beziehung nach Ammann als Anpassungserscheinung im Sinne des Ökonomieprinzipes aufzufassen sein, so ist eine derartige Annahme ganz willkürlich und durch nichts begründet, ja man würde eher das umgekehrte Verhalten annehmen müssen. Ammann scheint jedoch mehr andere Verhältnisse im Auge zu haben, denn er sagt: „Somit ergäbe sich die Degeneration der Formen im Sommer als physiologische Folge der gesteigerten Inanspruchnahme des Bewegungsapparates.“ Dadurch ist nach diesem Autor auch das Verschwinden der Art aus dem Plankton bedingt. Ob jedoch gerade die Funktion des Räderapparates das maßgebende ist, ob nicht vielmehr die Temperatur als solche auf gewisse Arten degenerierend einwirkt, muß füglich bezweifelt werden.

b) Das führt uns unmittelbar zu einem anderen Faktor, der als Ursache der Temporalvariation angenommen wurde. Lauterborn beobachtet bekanntlich: „die Größe des Panzers von *Anuraea cochlearis* verhält sich . . . umgekehrt proportional zur Höhe der Wassertemperatur.“ Allerdings finden sich Ausnahmen. Lauterborn sieht nun vorwiegend deshalb in der Temperatur die hauptsächlichste Bedingung, da die Variation ebenso wie die Temperatur auf den Ausgangspunkt zurückkehrt, und eine solche Temporalvariation nennt er nun einen Variationskreis. Nun konnte er aber beobachten, daß in manchen Gewässern keine Reduktion stattfindet und er gelangt daher zur Ansicht, daß die Variationsreihen

tecta-hispida-irregularis als die Reduktionsreihe einerseits und die *robusta*-Reihe andererseits, sich gegenseitig ausschließen, indem die erstere durch ungünstige Lebensbedingungen, die letztere durch das Gegenteil bedingt wird. Da wir sehen, daß die Reduktionsreihe bei LAUTERBORN gegen den Herbst zu wieder rückgängig gemacht wird, also wieder die ursprüngliche Form erscheint, geht es nicht an, mit KRÄTZSCHMAR hier einen inneren Reduktionsrhythmus mit Ausschluß von Additionsreihen anzunehmen, sondern wir haben es notwendigerweise mit den zyklisch variablen äußeren Faktoren als Ursachen zu tun. Die Sommerformen dieser Reduktionsreihe sind offenbar die Folge des degenerierenden Einflusses höherer Temperatur,[1] der sich aber nur dann geltend machen kann, wenn die übrigen Milieuverhältnisse nicht allzugünstig sind, daraus erklärt sich das Fehlen der Reduktionsreihe in gewissen Gewässern. Die schlechteren Lebensbedingungen, die ja keiner so typischen zyklischen Variation ausgesetzt sind, stellen also nicht die causa efficiens der Temporalvariation in unserem Falle von *An. cochlearis* dar, sondern nur die notwendige Vorbedingung, auf Grund deren dann die Temperatur eine ihr parallel gehende Variation hervorbringen kann. Diese Trennung scheint mir sehr wesentlich, obgleich sie gerade in neuerer Zeit vielfach verkannt wird.

Die spezielle Sommerform sucht nun LAUTERBORN auch als Anpassung zu verstehen, indem er z. B. die Bewehrung des Panzers von *An. cochlearis-hispida* mit Dornen und Höckerchen als eine Einrichtung auffaßt, die der sinkenden Tragkraft des sommerlich durchwärmten Wassers entgegenwirkt, indem durch die Rauhigkeiten des Panzers dessen Oberfläche und damit der Reibungswiderstand vergrößert und so die Schwebefähigkeit erhöht wird. Es ist allerdings auffällig, daß wir hier bei kleinen, kurzstachligen oder gar stachellosen Formen eine Panzerskulptur stark ausgeprägt finden, die z. B. bei *Anuraea aculeata* und *Brachionus*-Arten nur bei kräftigen und langstachligen Varietäten in Form von Höckerchen auftritt, bei den Reduktionsformen jedoch nicht.[2] Jeden-

---

[1]) Höhere Temperatur wirkt auf den Dotterstock von *Pterodina patina* im Sinne einer bedeutenden Verkleinerung ein, die Konsequenzen ergeben sich von selbst. (Siehe meine diesbezügliche Arbeit.)

[2]) An *Brachionus* wurde diese Beobachtung von SACHSE gemacht.

falls ist die LAUTERBORN'sche Deutung final möglich, ob aber tatsächlich diese Verhältnisse als wirkliche Anpassungen gedeutet werden dürfen, erscheint mir gerade bei Rotatorien zweifelhaft, zumal da wir andererseits sogar eine Stachelreduktion beobachten.

c) Ist immerhin die Temperatur der eigentlich auslösende Faktor der Temporalvariation bei *An. cochlearis:* — der Umstand, daß unter günstigen Bedingungen[1]) eine solche ausbleibt, also der Temperatureinfluß kompensiert wird, leitet uns zur nächsten Frage nach dem Einfluß anderer äußerer Faktoren, insbesondere der Ernährung über. Besonderes Gewicht wird neuerdings von manchen Autoren darauf gelegt, daß Frequenzmaximum und Größenmaximum zusammenfallen. A priori ist das ja wahrscheinlich, denn ebendieselben Faktoren (wobei wir besonders an Ernährung denken), die eine Größenzunahme und ein gutes Gedeihen der Tiere bedingen, werden auch das Fortpflanzungstempo beschleunigen. Daß jedoch diese Parallele von vornherein immer zutreffen muß, habe ich schon in meiner Arbeit über die Zyklomorphose der Cladoceren zu widerlegen versucht. Denn für eine Art, die kaltes Wasser bevorzugt, wird hohe Temperatur eine Degeneration und damit Verkleinerung bedingen, andererseits kann sie, wenn nicht zu extreme Werte erreicht werden, ganz gut infolge der Beschleunigung der Fortpflanzung eine Frequenzsteigerung bewirken. Bei Cladoceren kommt dann noch der direkte Einfluß der Temperatur auf Wachstum, sexuelle Reife und Häutung in Betracht, für Rotatorien haben diese Verhältnisse keine Bedeutung. Eine durchgreifende Parallele zwischen Frequenz- und Variationszyklus kann nur dann stattfinden, wenn ausschließlich Ernährungsverhältnisse maßgebend sind. Da man nun tatsächlich oft diese Parallele beobachtet hat, hat das zu einer Überschätzung des Einflusses der Nahrungsbedingungen geführt, und es ist doch von vornherein klar, daß auch Temperatur, dadurch daß oft eine Art auf eine bestimmte Temperatur als Optimum abgestimmt ist, bestimmend für Variation und Periodizität sein muß schon allein dadurch, daß sie günstige oder ungünstige Existenzbedingungen darstellt und dadurch z. B. gegebene Reduk-

[1]) Für den Einfluß des Milieus spricht es auch stark, wenn LAUTERBORN sagt: „Jedes Gewässer hat seinen eigenen charakteristischen Größentypus, der unabhängig von der speziellen Art der Variation im ganzen Jahre unabhängig festgehalten wird.“ (Milieubedingte Lokalvariation, II.)

tionsvorgänge aus inneren oder äußeren Ursachen steigert oder hemmt.

Parallelen zwischen Frequenz und Variation beobachtete besonders LANGHANS. Er findet z. B. bei Cladoceren: „Jedesmal wenn *Bosmina mülleri* ein Maximum hat, erscheinen die Variationen *cornuta* und *brevicornis*. Und wenn die Gesamtart in ein Minimum kommt, verschwinden diese Varietäten wieder.“ Bezüglich der Rotatorien sagt er (06): „die Erscheinung der temporalen Größenvariation wird bedingt durch das Entstehen des quantitativen Maximums, und ist weder auf eine Anpassung an die mit der Temperatur wechselnde Dichte des Wassers, noch auf eine Anpassung an die mit der Temperatur wechselnde innere Reibung des Wassers zurückzuführen. Sie dient also nicht der Regulierung der Schwebefähigkeit, sondern ist eine direkte Folge der mehr oder minder günstigen Ernährungsverhältnisse.“ Sage ich statt „Ernährungsverhältnisse“ Gesamtlebensbedingungen, so kann ich die Ausführungen LANGHANS’, wenn es sich um die Erforschung der direkten und unmittelbaren Ursachen handelt, bestätigen. Über das Zustandekommen bezw. die Wertung der Anpassungen kann auf diesem Wege, womit ich mit WESENBERG-LUND übereinstimme, niemals entschieden werden. Bei den Beobachtungen im Freien schien es zunächst, als ob die Ernährung nicht in so hohem und regelmäßigem Maße variieren könne, daß dadurch die Temporalvariation erklärt werden könnte. Erst als man das Zentrifugenplankton zu untersuchen begann, zeigten sich auffallende Parallelen zunächst mit der Frequenz. So konnte BREHM feststellen, daß die Netzplankton- und Zentrifugenplanktonkurve einen parallelen Verlauf aufweisen. Es konnte nun festgestellt werden, daß die Z-Planktonkurve in vielen Gewässern einen ähnlichen Verlauf aufweist, was allerdings, wenn wir die oft entgegengesetzte Temporalvariation in verschiedenen Gewässern berücksichtigen, doch wieder auch für die Wirksamkeit anderer Ursachen zu sprechen scheint. Jedenfalls ist aber das Verhalten des Z-Planktons eine Hauptursache, die Variation und Frequenz in vielen, nicht in allen Fällen — bedingt. So bedingt das Z-Plankton nach SACHSE eine Steigerung der Eiproduktion und nach DIEFFENBACH ist ebenfalls die Temperatur ohne Einfluß auf den Zyklus, denn die Rotatorienmenge ist der Z-Kurve proportional. Wenn wir jedoch die spezielle Erklärung der Variation aus dem Verlaufe der Z-Planktonkurve in Angriff nehmen,

sei die Frage aufgeworfen, ob in den von mir beobachteten Fällen denn tatsächlich jene Grundtatsache der Parallele von Größen- und Frequenzvariation realisiert ist. Bei *Polyarthra platyptera* zunächst finden wir, daß das n i c h t der Fall ist, denn das Größenmaximum geht keineswegs mit dem Frequenzmaximum parallel, ja es findet sogar Frequenzabnahme statt. Die Verkleinerung der Hinterdornenlänge von *Brachionus falcatus* ist jedoch vielleicht auf ungünstige Bedingungen zurückzuführen, speziell auf Ernährungsfaktoren. Besonders interessant müssen nun aber die Frequenzverhältnisse bei der Additionsreihe von *Anuraea aculeata* die so oft beobachtet werden konnten, sein. Da finden wir nun ganz allgemein eine Abnahme der Frequenz gegen den Sommer, was mit dem kälteliebenden Charakter von *Anuraea aculeata*, zusammenhängen dürfte, das Minimum der Frequenz wird im August erreicht. Die Größe und Hinterdornlänge aber zeigt im April bis Juni oft eine ausgesprochene Zunahme, also zu gleicher Zeit, in der eine starke Frequenzabnahme stattfindet. Die Dinge liegen hier ziemlich kompliziert. Zunächst müssen wir festhalten, daß eine Frequenzabnahme gegen den Sommer nicht durch die mit der Parthenogenese gegebene Abnahme der Vitalität bedingt ist, denn es findet im selben parthenogenetischen Zyklus sogar später eine Frequenzzunahme gegen den Herbst statt, sondern in erster Linie wohl durch die Temperatur. Daran muß unbedingt festgehalten werden, zumal da wir ähnliche Erscheinungen allenthalben im Plankton beobachten und in der Literatur finden können. Ernährung kann deshalb hier nicht maßgeblich sein, da wir g l e i c h z e i t i g eine starke Zunahme anderer Rotatorien und Cladoceren, aber auch der Größe der betreffenden Form wahrnehmen. Wir wissen nun, daß die Z-Planktonkurve gegen den Sommer zu stark steigt, wodurch eine Erklärung der Größen- und Hinterdornenzunahme der *An. aculeata* zu dieser Zeit gegeben wäre. Vielleicht spielt übrigens auch die Temperatur eine Rolle, wie mir entgegen allen Beobachtungen keineswegs ausgeschlossen erscheint, denn der Einwand Krätzschmars, daß die Rotatorien keine Häutung durchmachen, ist nicht schlagend, da ja auch in der Embryonalentwicklung der Cladoceren eine Beeinflussung der Helmhöhe durch die Temperatur möglich ist (Ostwald). Die Abnahme der Frequenz findet in unseren Fällen zu Anfang meist langsam, später gegen das Ende der Additionsreihe schneller statt,

so daß also beide Vorgänge, wie die Erfahrung zeigt, recht gut nebeneinander bestehen können. Sicher ist, daß Additionsreihe und Frequenzzunahme sich nicht notwendig gegenseitig bedingen, denn auch entgegengesetztes Verhalten ist oft realisiert. Die Temporal- und Frequenzvariation ist eben viel zu kompliziert, um durch die eine Formel des gegenseitigen Parallelismus vollständig erklärt werden zu können. Gilt demnach diese Parallele wie vorgehend gezeigt wurde, keineswegs durchgreifend, so gilt sie doch oft und gerade diese Verhältnisse sind sehr interessant und eigenartig und scheinen Licht auf gewisse Variationserscheinungen zu werfen.

Es scheint, als ob die infolge günstiger Lebensbedingungen reichliche Ernährung und Assimilation die Ausbildung mannigfacher Varietäten aus einer Stammform begünstige, indem eben durch die günstigen Bedingungen im Vereine mit der Variationen gestaltenden Parthenogenese die Variabilität gesteigert wird. Sachse, dem wir diesbezüglich bei *Brachionus* eine interessante Beobachtung verdanken, sagt darüber: ,,wie schon hervorgehoben wurde, stellt sich ein Maximum infolge von Nahrungsüberfluß ein und weiter sahen wir, daß gerade zur Zeit dieser Maxima — wenigstens bei *Brachionus pala,* wo die Verhältnisse am einfachsten liegen — alle die gekennzeichneten Sommerformen auftraten.“ Ein Vergleich seiner ,,beiden gleichen Variationsreihen von *pala-amphiceros* im Frühjahr und im Herbst, einmal bei steigender, das anderemal bei sinkender Temperatur, stets aber bei steigender Z-Kurve“, läßt uns zu demselben Schluß kommen, daß nämlich nicht Temperatur-, sondern Ernährungsverhältnisse der ausschlaggebende Faktor sind. Es kann also in der Tat als sicher betrachtet werden, daß Ernährungsverhältnisse die durch Amphimixis ungehinderte Variabilität einmal steigern und dann die langstachligen und überhaupt robusten Formen hervorgehen lassen.

Bezüglich der Daphnien hat Wesenberg-Lund gegen Woltenecks Versuche geltend gemacht, daß zwar jetzt die Helmerhöhung bei *Daphnia* durch Ernährungsverhältnisse experimentell bestimmt werden kann, daß aber die p h y l o g e n e t i s c h e Entstehung dieser Reaktionen keineswegs ebenso zustande gekommen sein müssen, sondern daß eben hier die Temperatur und die Planktonbedingungen ausschlaggebend gewesen sind. Als Beweis für die Anpassungsnatur, die übrigens niemand leugnen wird, führt er an, daß im Sommer einerseits eine Verkleinerung der

Gesamtgröße, andererseits eine Erhöhung des Helmes stattfindet, was unmittelbar für den Anpassungscharakter spricht. Bei den Rotatorien ist die Temporalvariation (Größe des Körpers und seiner Fortsätze), mag sie immer durch Ernährungsverhältnisse bedingt sein, niemals ausschließlich als Anpassungserscheinung zu deuten. Denn erstens finden wir eine Zunahme der Körperfortsätze immer nur in Parellele mit dem Wachstum der Gesamtgröße, so daß das Wachstum der Anhänge in den meisten Fällen nur als Hypertrophie infolge günstiger Lebensbedingungen erscheint, dann aber geht in der freien Natur die Temporalvariation keineswegs immer mit den Schwankungen der physikalischen Wasserbeschaffenheit parallel, wie wir dies z. B. bei Cladoceren so oft beobachten. Die Temporalvariation der meisten oder fast aller Rotatorien ist also niemals durchgehends als Anpassungserscheinung an das wechselnde physikalische Verhalten im Sinne Wesenberg-Lunds aufzufassen, sie stellt lediglich primäre und unmittelbare physiologische Reaktionen auf äußere Bedingungen dar, oder es handelt sich in anderen Fällen vorwiegend um reine degenerative Reduktionsvorgänge aus inneren rein physiologischen Ursachen, die mit erblichen Anpassungen nichts zu tun haben. Der Anpassungscharakter der pelagischen Gesamtart als solcher — also nicht ihrer zyklischen Variation — soll selbstverständlich niemals bestritten, sondern er muß unbedingt anerkannt werden, wofern wir überhaupt die Organismenwelt vom Standpunkt der Anpassung verstehen wollen. Man wird vielleicht einwenden, warum denn gerade die pelagischen Rotatorien so ausgeprägt temporale Variation zeigen. Da ist einmal zu bemerken, daß auch rein litorale[1]) Arten eine gewisse temporale Variation in bescheidenem Maße zeigen. Die ausgeprägte Temporalvariation der im freien Wasser lebenden Formen ist einmal auf ihre langandauernde Parthenogenese zurückzuführen, dann aber eben darauf, daß eben diese Planktonformen in ihren Fortsätzen[2]) Anpassungsapparate besitzen, die, da sie

[1]) Ich verstehe hier unter Litoral selbstverständlich alle solche Formen, die ständig zwischen Wasserpflanzen am Ufer oder am Grunde leben, wobei die Größe des Gewässers nebensächlich ist.

[2]) Es scheint allerdings, wie Woltereck (1913) hervorhebt, hinsichtlich der Variabilität zwischen sog. beweglichen und starren Fortsätzen insoferne ein Unterschied zu bestehen, daß letztere weitaus deutlicher Temporalvariation zeigen. Daß das jedoch, wie Woltereck glaubt, nicht ausschließlich gilt, habe ich durch meine Beobachtungen an den Flossen von *Polyarthra* gezeigt.

nicht unmittelbare vitale Bedeutung besitzen (*Anur. acul. curvicornis, Anur. cochlearis-tecta!*), durch den Einfluß äußerer und innerer Faktoren besonders stark und augenscheinlich beeinflußbarer sind als die plumpen Litoralformen. Endlich aber sind die äußeren Bedingungen in der Zone des freien Wassers selbst z. B. die Ernährung viel variabler, wie denn überhaupt die Gesamtlebensbedingungen im freien Wasser im Gegensatz zum Ufer ausgesprochenen Temporalvariationen unterliegen.

d) Zum Schluß sei noch auf den extremen Standpunkt eingegangen, den KRÄTZSCHMAR einnimmt, der den Organismus und seine Lebensäußerungen wenigstens in seiner ersten Arbeit von der Umwelt vollständig loszulösen bestrebt war. Obwohl es sicher ist, daß *Anur. aculeata*, wie auch meine Befunde zeigen, infolge der Reduktionsreihe eine besonders eigenartige Stellung einnimmt, so ist doch auch ihr Zyklus von dem anderer Rotatorien nicht in prinzipieller Hinsicht unterschieden. Den konträren und ebenso exklusiven Standpunkt nimmt allerdings DIEFFENBACH ein, wenn er sagt: „Ich betrachte es nach allen meinen Befunden für ausgeschlossen, daß das Kürzerwerden des Körpers und seiner Fortsätze im Entwicklungsgang der einzelnen Formen — das behauptet KRÄTZSCHMAR — begründet sei, oder daß eine durch den Wechsel der Temperatur bedingte Veränderung der Tragfähigkeit des Wassers Einfluß auf die morphologischen Veränderungen der Rädertiere habe. Für die Zyklomorphose ist einzig und allein die schwankende Ernährung verantwortlich zu machen.“ Sowohl durch die neuerlichen Beobachtungen KRÄTZSCHMARS, die experimenteller Natur sind, als auch durch meine Befunde, die sich auf freilebende Kolonien beziehen, ist nun allerdings DIEFFENBACHS negativer Teil seiner Behauptung und damit auch die exklusive Fassung seiner positiven Aufstellung als widerlegt zu betrachten. Wir haben gesehen, daß tatsächlich eine Reduktionsreihe im Sinne KRÄTZSCHMARS besteht, daß aber auch durch mannigfache äußere Faktoren die Variation beeinflußt werden kann. Durch das in verschiedenen Fällen verschiedene Wirksamwerden der einen oder anderen Faktorengruppe entsteht nun die Mannigfaltigkeit der Zyklomorphosen, die jedoch, wie früher schon ausgeführt wurde, zu einer prinzipiellen Scheidung niemals berechtigt. Daß es überhaupt in inneren Faktoren als Ursachen gelegene Variationen gibt, zeigt wohl am schönsten

Anuraea valga, die einmal trotz ziemlich ungünstiger Bedingungen und trotz Frequenzabnahme aus einer stachellosen zu einer ziemlich langstachligen Form wird, in extrem ungünstigen Bedingungen (Ladenwirttümpel!) zwar eine bedeutende Gesamtgrößenreduktion erfährt und stark degeneriert erscheint, dennoch aber aus stachellosen in stacheltragende Formen mit derselben inneren Notwendigkeit wie im ersten Falle übergeht. Wenn man mit KRÄTZSCHMAR den Reduktionsgang von *aculeata* als Folge zunehmender Dotterarmut der parthenogenetischen Eier und hauptsächlich als Zeichen abnehmender Vitalität infolge der Parthenogenese ansehen will, so mag zwar dieser Zyklus teilweise verständlich sein, der Additionsgang von *valga,* wie er von KLAUSENER und mir beobachtet wurde, kann so niemals erklärt werden. Wir finden, daß bei *aculeata* unter den besten Bedingungen unaufhaltsam schließlich Reduktion, wenn auch geringe, eintritt, das mag allerdings für Degeneration im physiologischen Sinne sprechen, andererseits aber finden wir, daß beim *valga*-Zyklus unter ganz ungünstigen Bedingungen eine wenn auch schwache Herausbildung von Stacheln stattfindet. Obzwar unter besonders extremen experimentellen Bedingungen eine Unterdrückung vielleicht möglich wäre, so finden wir doch unter konstanten mittleren Existenzbedingungen allgemein, daß in einem Falle eine Addition mit derselben Notwendigkeit stattfindet, wie im anderen Falle eine Reduktion. Letztere läßt sich rein physiologisch erklären, erstere kann dadurch nicht erklärt werden; sollten sich diese Verhältnisse als allenthalben geltende bewahrheiten, so müßte für den *valga*-Zyklus ein erblicher Variationsgang im eigentlichen Sinne angenommen werden.

Graz, März 1916.

Literatur-Verzeichnis.[1]

1. Ammann, H. Temporalvariation einiger Planktonten in oberbayrischen Seen. 1910—1912. (Archiv f. Hydrob. Bd. IX, 1914.)
2. Apstein, C. Das Plankton des Colombosees auf Ceylon. (Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 25, 1907.)
3. Brauers Süßwasserfauna Deutschlands: Rotatoria und Gastrotricha, Heft 10, 1912.
4. Brehm, V. Die biologische Süßwasserstation zu Lunz-Seehof N.-Ö. (Arch. f. Hydrob. Bd. II.)
5. — Über die Mikrofauna chinesischer und südasiatischer Süßwasserbecken. (Arch. f. Hydrob. Bd. IV.)
6. Brönsted, S. N. u. Wesenberg-Lund, C. Chemisch-physikalische Untersuchungen der dänischen Gewässer. (Int. Rev. d. ges. Hydrob. Bd. IV, 1911.)
7. Daday, E. v. Planktontiere aus dem Viktoria Nyanza. (Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 25, 1907.)
8. Dieffenbach, H. u. Sachse, R. Biologische Studien an Rädertieren der Teichgewässer. (Int. Rev. d. ges. Hydrob Biol. Suppl. 1911—12.)
9. Gruber, K. Das Problem der Temporal- und Lokalvariation der Cladoceren. (Biol. Zentrbl. Bd. 33, 1913.)
10. Harring, H. K. Synopsis of the Rotatoria. (Smithsonian Inst. United-Stat. National Museum Bull. 81, 1913.)
11. Hartmann, O. Studien über die Zyklomorphose bei Cladoceren. (Arch. f. Hydrob. Bd. X, 1915.)
12. — Rotatorien, Copepoden und Cladoceren aus der Bukowina. (Verh. d. zool. bot. Ges. Wien, 1915.)
13. — Über eine lokale Variation und einen neuen Fundort von *Diaptomus tatricus* Wierz. (Zool. Anz. 1915.)
14. — Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei *Ceratium* und seine Bedeutung für Variation und Periodizität. (Arch. f. Zellforschg. 1917.)
15. — Über die Entwicklung und temporale Variation des Keimdotterstockes und die Eibildung von *Pterodina patina* Müll. (Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. 40, 1917.)
16. Höber, R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1914.
17. Hofsten, N. v. Rotatorien aus der Mästermyr (Gothland) und einigen anderen schwedischen Binnengewässern. (Arhiv f. Zool. Bd. 6, 1909.)
18. Huber, G. Monographische Studien im Gebiet der Montigglerseen. (Arch. f. Hydrob. Bd. I, 1906.)

---

[1]) Es sind nur solche Arbeiten angegeben, die in meiner Arbeit über die Zyklomorphose der Cladoceren sich nicht zitiert finden. Nur für vorliegende Untersuchungen grundlegende Arbeiten finden sich hier jedoch neuerdings angegeben.

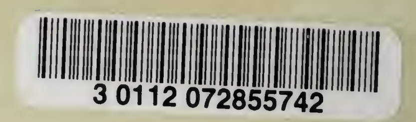
19. Jägerskiöld. Über zwei baltische Varietäten der Gattung *Anuraea* (Zool. Anz. Bd. 17, 1894.)
20. Jost, L. Über Reaktionsgeschwindigkeiten im Organismus. (Biol. Zentrbl. Bd. 26, 1906.)
21. Kanitz, A. Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierende Vakuole der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. (Biol. Zentrbl. Bd. 27, 1907.)
22. Klausener, C. Jahreszyklus der Fauna hochgelegener Alpenseen. (Int. Rev. d. ges. Hydrob. Bd. I, 1908.)
23. — Die Blutseen der Hochalpen. (ibid.)
24. Krätzschmar, H. Über den Polymorphismus von *Anuraea aculeata*. (Int. Rev. d. ges. Hydrob. Bd. I, 1908.)
25. — Neue Untersuchungen über den Polymorphismus v. *Anuraea aculeata* Ehrbg. (Int. Rev. d. ges. Hydrob. Bd. VI, 1913—14.)
26. Lange, A. Unsere gegenwärtige Kenntnis von den Fortpflanzungsverhältnissen der Rädertiere. (Int. Rev. d. ges. Hydrob. Bd. VI, 1913—14.)
27. Langhans, V. *Asplanchna* Gosse und ihre Variation. (Arch. f. Hydrob. Bd. I. 1906.)
28. — Faunistische und biologische Studien an der Süßwasserfauna Istriens. („Lotos", Prag 1907.)
29. — Die Ursachen der periodischen Variation der Planktozoen. (ibid.)
30. Lauterborn, R. Über die zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. (Biol. Zentrbl. Bd. 18, 1898.)
31. — Vorläufige Mitteilung über den Variationskreis von *Anuraea cochlearis*. (Zool. Anz. Bd. 21, 1898.)
32. — Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis*. Ein Beitrag z. K. der Variabilität bei Rotatorien, I. u. II. Teil. (Verh. Naturh. Med. Vereins Heidelberg, N. F. Bd. 6, 1900, Bd. 7. 1903.)
33. Lemmermann, E. Das Plankton einiger Teiche in der Umgebung von Bremerhaven. (Arch. f. Hydrob. Bd. I, 1906.)
34. — Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. (Arch. f. Hydrob. Bd. III.)
35. Levander, K. M. Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors, mit besonderer Berücksichtigung der Meeresfauna. II. Rotatorien. (Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica Bd. XII, 1894.)
36. — Über das Winterplankton in zwei Seen des südlichen Finnlands. (Acta Soc. Faun. Flor. Fennica, Bd. 27, 1905.)
37. List, Th. Beiträge zur Kenntnis des Planktons einiger Teiche in der Umgegend von Darmstadt. (Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 16, 1911.)
38. Nachtsheim, H. Experimentelle Untersuchungen über den Generationszyklus der Rotatorien. (Naturw. Wochenschrift, N. F. Bd. 12, 1913.)
39. Ostwald, W. Theoretische Planktonstudien. (Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 18, 1903.)
40. — Zur Theorie der Schwebevorgänge sowie der spezifischen Gewichtsbestimmung schwebender Organismen. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 94, 1903.)
41. — Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 95, 1903.)
42. Plümecke, O. Zur Biologie mecklenburgiscrer Gewässer, I., II. Teil. (Arch. f. Hydrob. Bd. IX.)
43. Powers, S. H. A case of polymorphism in Asplanchna simulating a mutation. (Amer. Natural. Newyork, Vol. 46, 1912.)

44. Runnström, J. Beitrag zur Kenntnis der Rotatorienfauna Schwedens. (Zool. Anz. 1909.)
45. Schneider, G. Das Plankton der westfälischen Talsperren des Sauerlandes. (Arch. f. Hydrob. Bd. VI.)
46. Seligo, A. Untersuchungen in den Stuhmer-Seen, Leipzig 1900.
47. Stenroos, K. E. Das Tierleben im Nurmijärvi-See. (Acta Soc. pr. Faun. Flora Fennica Bd. XVII.)
48. Stoede, G. Einige Mitteilungen zur Biologie des Camminer-Boddens. (Arch. f. Hydrob. Bd. IX.)
49. Voigt, M. Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. (Zool. Anz. Bd. 25, 1902.)
50. — Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. (Plöner Forschber. 1904.)
51. — Das Zooplankton des Kleinen Uklei- und Plussees bei Plön. (Plöner Forschber. 1903.)
52. Weber, E. F. Faune rotatorienne du bassin du Léman. (Rev. suisse de Zool. T. 5, 1898.)
53. — Rotateurs. (Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 24, 1906.)
54. Wesenberg-Lund, C. Über dänische Rotiferen und über die Fortpflanzungsverhältnisse der Rotiferen. (Zool. Anz. Bd. 21, 1898.)
55. — Danmarks Rotifera, I. Grundtraekkene i Rotatoriers Økologie, Morphologie og System. 1899.
56. — Planktoninvestigations of the Danish Lakes, I. Teil 1904, II. Teil 1908. (General Part.)[1]
57. Woltereck, R. Mitteilungen aus der Biolog. Station in Lunz (N.-Ö.). (Biol. Centrbl. Bd. 26, 1906.)
58. Zacharias, O. Untersuchungen über das Plankton der Teichgewässer. (Plöner Forschber. Bd. 6, II. Teil.)

Nachtrag b. d. Korrektur:

Das Verhältnis der Zyklomorphose bei Copepoden und die Beziehungen zu der bei Cladoceren haben eine allgemeine Analyse erfahren in Hartmann, O. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre Bd. 18, 1917.

[1]) Der Hauptteil (1908) war mir nicht zugänglich.



Inhalt-Übersicht.